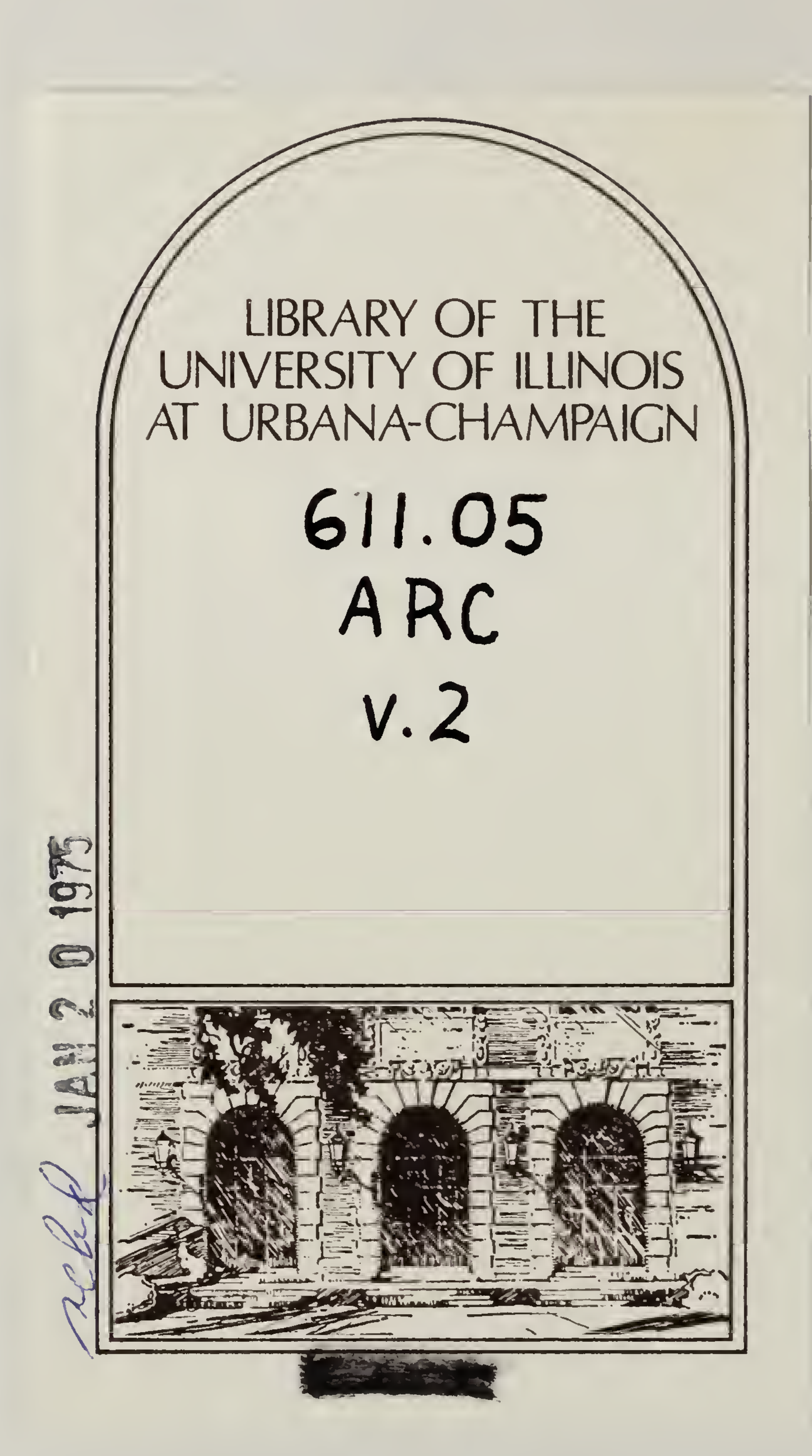
OAK ST. HDSF



[redacted]

Digitized by the Internet Archive
in 2018 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

https://archive.org/details/archivesdanatomi2189unse

44816
18

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

TOME II

COULOMMIERS
Imprimerie Paul Brodard.

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

PUBLIÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET **L. RANVIER**

PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE AU COLLÈGE DE FRANCE

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE AU COLLÈGE DE FRANCE

L.-F. HENNEGUY

Secrétaire de la Rédaction

TOME II. — 1898

Avec 22 planches hors texte en noir et en couleurs.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1898

611.05
ARC
v. 2

TABLE DES MATIÈRES

N° du 30 juin 1898.

N° du 10 août 1898.

N° du 20 décembre 1898.

N° du 20 mars 1899.

44816
/18

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

DÉVELOPPEMENT
DE LA
CAVITÉ BUCCALE DE L'AMPHIOXUS LANCEOLATUS

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE LA MORPHOLOGIE DE LA TÊTE [1]

Par Robert LEGROS

(*Travail du Laboratoire d'anatomie comparée de la Faculté de Médecine de Liège.*)

PLANCHES XXI. XXII. XXIII. I. II.

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT DE LA CAVITÉ BUCCALE DÉFINITIVE ET DU VELUM

Pendant la période de métamorphose de la larve, deux phénomènes se produisent, qui ont pour effet de transformer les dispositions réalisées aux stades que nous avons considérés jusqu'ici en la disposition réalisée chez l'adulte.

1° La formation de la cavité buccale définitive par suite de l'apparition et du développement du *capuchon buccal* (*oral hood* de **R. Lankester** et **A. Willey**) qui, se formant au pourtour des organes buccaux larvaires, entoure ces derniers et finit par les

1. Suite du mémoire paru dans le tome I de ces *Archives*, p. 497.

Juin 1898.

faire rentrer dans la cavité buccale dont ils ne sont plus désormais que des dépendances.

2° Les modifications qui intéressent les organes buccaux de la larve eux-mêmes, et, en toute première ligne, l'édification du *velum* aux dépens des lèvres de l'orifice buccal larvaire.

En même temps que se produisent ces modifications, et comme conséquence d'elles, la bouche abandonne la position qu'occupaient les ébauches de ses diverses parties sur la face latérale gauche de la tête, et devient ventrale et médiane.

Quel est dans ce changement de position le rôle respectif de ces facteurs : formation des lèvres de la cavité buccale définitive et formation du velum? C'est ce que nous aurons à examiner.

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Dès 1874, **T. H. Huxley** (3) se basant sur le fait que chez la Myxine et l'Ammocète un velum sépare la cavité buccale de la cavité branchiale, tout comme chez l'Amphioxus la cavité buccale est séparée de la cavité branchiale par un appareil musculaire spécial, le velum, présentant des rapports semblables, avait émis cette opinion que la ressemblance de la cavité buccale munie de ses tentacules chez l'Ammocète, avec la cavité correspondante de l'Amphioxus est si complète que l'on ne peut mettre en doute l'homologie de ces formations.

Mais, en réalité, cette homologie admise par **Huxley** entre la cavité buccale et le velum de l'Amphioxus et les organes de même nom chez l'Ammocète n'était fondée que sur une analogie de structure ; on ne possédait en effet à cette époque aucune donnée sur le développement de la cavité buccale de l'Amphioxus.

C'est **B. Hatschek** (5) qui publia les premières observations sur le développement de la cavité buccale de l'Amphioxus. Il établit que l'orifice buccal de la larve n'est pas identique à l'orifice buccal (fente buccale) de l'adulte, mais correspond à l'orifice du velum de ce dernier.

Il montra en outre que la cavité buccale définitive ne commence à se former qu'à la fin de la vie larvaire, par l'apparition d'un repli qui surplombe et recouvre aussi bien l'organe sensoriel que l'orifice buccal larvaire.

Quelle était l'origine de ce repli? **Hatschek** à ce moment laissa cette question ouverte.

Ray Lankester (7) fit de la paroi de la cavité buccale définitive, de l' « oral hood », la portion préorale des replis épipleuraux qui en arrière donnent naissance à la cavité péribranchiale. En ce qui concerne la valeur morphologique de l'orifice du velum, il confirma simplement la manière de voir de **Hatschek**.

Enfin, en 1891, parut le mémoire de **Willey** (9), auquel nous devons tous les renseignements que nous possédons sur le développement du velum de l'Amphioxus, et qui corrigea et compléta les données de ses devanciers sur la formation de la cavité buccale définitive.

Nous allons essayer de faire comprendre sa manière de voir, en nous servant surtout de la description plus étendue qu'il donna, en 1894, dans son grand ouvrage : *Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates* (10).

D'après **Willey**, le premier indice de la formation de la cavité buccale définitive apparaît chez la larve pourvue de quatorze fentes branchiales primaires et des premiers rudiments des fentes branchiales secondaires.

Chez elle, une gouttière ciliée s'étend d'avant en arrière depuis la fossette préorale jusqu'au bord dorsal de l'orifice buccal larvaire.

A un stade un peu plus avancé, l'extrémité antérieure de l'orifice buccal larvaire est devenue moins effilée, plus arrondie que précédemment. Le pourtour de cet orifice, c'est-à-dire le futur velum, commence à s'enfoncer par son extrémité antérieure vers la paroi latérale droite du pharynx.

Ce mouvement de bascule du velum autour d'un axe vertical s'étant encore accusé à un stade ultérieur, l'orifice buccal apparaît sur la larve vue du côté gauche sous la forme d'un triangle, dont le sommet postérieur répondrait à la commissure postérieure de l'orifice buccal larvaire, la base du triangle répondant,

d'après **Willey**, à la moitié antérieure du velum devenue presque transversale et vue de champ.

Le sommet et la base du triangle ne seraient donc plus dans un même plan antéro-postérieur, le premier étant sur le côté gauche du corps, et la dernière beaucoup plus profondément à l'intérieur, juste sous la paroi droite du corps.

Le diamètre antéro-postérieur de l'orifice buccal larvaire s'est donc graduellement raccourci; il se réduit en réalité à zéro lorsque les côtés droit et gauche du velum atteignent leur position définitive en regard l'un de l'autre, et que le velum a acquis sa position transversale. En résumé donc, d'après **Willey**, l'ébauche du velum, c'est-à-dire le pourtour de l'orifice buccal larvaire, d'abord verticale et antéro-postérieure, subit un mouvement de rotation autour d'un axe vertical et devient subverticale et transversale. La commissure antérieure de l'orifice buccal de la larve gagne le côté droit du velum, sa commissure postérieure reste à gauche; la moitié droite du velum définitif correspond donc à la moitié antérieure du pourtour de l'orifice buccal larvaire, et sa moitié gauche à la moitié postérieure de ce pourtour.

En même temps que le velum gagne sa position définitive, la cavité buccale se forme.

Les moitiés droite (inférieure) et gauche (supérieure) du capuchon buccal se développent indépendamment l'une de l'autre, et sont aussi entièrement indépendantes vis-à-vis des replis métapleuraux, contrairement à l'avis de **R. Lankester**.

Déjà, au début de la métamorphose, avait apparu dans l'épaisseur de la lèvre inférieure de l'orifice buccal larvaire un nodule cartilagineux, première ébauche du futur squelette buccal; d'autres nodules y apparaissent dans la suite, ils s'accroissent et produisent de petites saillies du tégument, qui commence à ce niveau à former la moitié droite du capuchon buccal.

La moitié gauche du capuchon buccal naît comme une saillie des téguments au bord supérieur de la fossette préorale et de la gouttière ciliée qui prolonge cette dernière jusqu'à l'orifice buccal larvaire.

Ce repli s'accroît par son extrémité postérieure; d'abord il

se perd dans le bord supérieur de l'orifice buccal de la larve, plus tard il s'étend jusqu'à la commissure postérieure de ce dernier, où il se continue avec le pli inférieur; cette union se fait au moment où la larve est pourvue de douze fentes branchiales primaires (dont la première, d'après **Willey**, en voie d'atrophie), et de huit fentes secondaires.

A son extrémité antérieure, le repli gauche (supérieur) se prolonge un peu en avant de la fossette préorale comme une petite crête sur la face latérale gauche de la tête. Par son extrémité antérieure, le repli droit (inférieur) se continue avec l'expansion céphalique de la nageoire dorsale autour de l'extrémité antérieure du rostre.

Van Wijhe (11), en 1893, ajoute quelques faits intéressants à cette description : l'étude de l'innervation de la tête de l'Amphioxus lui a révélé que le plexus nerveux qui fournit à toute la muqueuse de la cavité buccale définitive est exclusivement formé par des nerfs qui naissent du côté *gauche* du système nerveux central. De même, les nerfs qui fournissent au velum sont des branches des quatrième, cinquième et sixième nerfs dorsaux *gauches*. D'où il conclut que *la cavité buccale et le velum de l'Amphioxus sont des organes gauches qui ne peuvent avoir leur homologue dans la bouche et le velum des Craniotes.* **Van Wijhe** constate en outre que la moitié droite du velum est innervée par des nerfs dorsaux gauches, plus antérieurs que les nerfs destinés à la moitié gauche de l'organe; aussi admet-il complètement l'idée de **Willey** d'une rotation de 90 degrés de la bouche larvaire, dont le grand axe, antéro-postérieur au début, se place ensuite perpendiculairement à l'axe du corps, de telle façon que son extrémité antérieure primitive devient droite, tandis que son extrémité postérieure devient gauche.

Tels sont les renseignements que nous possédons actuellement sur le développement de la cavité buccale et du velum de l'Amphioxus.

CHAPITRE II

OBSERVATIONS PERSONNELLES

La formation de la cavité buccale définitive débute avec la métamorphose; elle est précédée, pendant les dernières phases de la période larvaire du développement, par la réduction de l'orifice buccal de la larve. C'est donc ici qu'il convient le mieux de dire comment s'opère cette réduction. Cette description nous servira d'introduction à l'étude des phénomènes qui se produisent dans la région buccale pendant la période de la métamorphose.

Nous avons vu précédemment que l'orifice buccal larvaire, sitôt après sa perforation sur la face latérale gauche de la jeune larve, commence à s'accroître par son extrémité postérieure; il constitue ainsi un orifice ovalaire, dont le grand axe antéro-postérieur s'allonge rapidement.

C'est au moyen de mensurations comparatives effectuées suivant le procédé décrit dans l'appendice de ce Mémoire, qu'on peut se rendre compte du sens dans lequel se produit cet accroissement de la fente buccale larvaire. Le tableau des pages 40-41, qui réunit les principaux résultats de ces mensurations, nous montre que l'orifice buccal s'accroît jusqu'à la fin de la période larvaire (comparer colonnes I à IX), où il atteint une longueur de $0^{mm},35$. Pendant tout ce temps, la position de sa commissure antérieure (la distance qui la sépare de la fossette de Hatschek prise comme point de repère) reste absolument invariable. Sa commissure postérieure, au contraire, recule progressivement : le tableau nous la montre reportée successivement à 17, 24, 28, 29, 30, 31, 39 et 43 centièmes de millimètre de la fossette de Hatschek, et l'accroissement de l'orifice buccal larvaire se fait parallèlement à ce mouvement de recul de sa commissure postérieure : sa longueur atteint successivement 12, 17, 22, 23, 23, 28, 33 et 35 centièmes de millimètre. C'est donc bien dans le sens que nous avons indiqué, et exclusivement dans ce sens, que se fait l'accroissement de la fente buccale de la larve.

Ce processus se poursuit pendant la plus grande partie de la période larvaire du développement; il s'arrête au moment où les fentes branchiales primaires commencent à montrer les premières traces de leur subdivision par la formation de ce que nous appellerons les *arcs branchiaux secondaires* (« Zungenbalken », « tonguebars » des auteurs).

C'est chez une larve longue de 3 millimètres, pourvue de huit orifices branchiaux, dont les deuxième, troisième, quatrième et cinquième commencent à se subdiviser, les premier, sixième, septième et huitième restant encore indivis (colonne IX du tableau) que nous avons vu l'orifice buccal atteindre son maximum d'extension, soit une longueur de $0^{mm},35$. Cet orifice présente encore absolument les mêmes caractères qu'aux stades précédents. Dans l'épaisseur de ses deux lèvres, supérieure et inférieure, est logé un prolongement du splanchnocèle, disposition identique à celle que nous montrent les fig. XI^6 à XI^{11} *spl*, Pl. I. La paroi de cette cavité est purement épithéliale, sauf : 1° en avant et au pourtour de la commissure buccale antérieure, où la somatopleure a donné naissance au muscle du velum (*mv*) dont nous avons déjà parlé, et 2° en arrière et au niveau de la commissure postérieure de l'orifice, où la somatopleure est transformée en une lame musculaire étendue verticalement, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'orifice. Cette dernière lame musculaire, prolongement du muscle ventral, est l'ébauche du muscle du futur plancher buccal. Nous n'avons, chez aucune de nos larves, figuré cette partie postérieure de la fente buccale larvaire qui s'étend en arrière du muscle du velum, et qui, comme nous le verrons, est destinée à se fermer.

Dès ce moment, l'orifice buccal commence à se réduire. Chez la larve de la colonne X de notre tableau, neuf fentes branchiales sont ouvertes; les fentes primaires n°s 1, 8 et 9 restent indivises, mais la subdivision des fentes n°s 2 à 5 s'accentue, et le même phénomène commence à se produire pour les fentes n°s 6 et 7. Chez cette larve, dont la longueur est de 3 millimètres, l'orifice buccal ne mesure déjà plus que $0^{mm},25$, et nous le voyons diminuer rapidement aux stades suivants.

Dans quel sens, et par quel mécanisme s'opère cette réduction?

L'étude de notre tableau répond à la première de ces questions. Elle nous enseigne que la position de la commissure antérieure de l'orifice buccal reste invariable par rapport à la fossette de **Hatschek** pendant toute la période de la métamorphose comme pendant la période larvaire du développement.

La commissure postérieure, au contraire, que nous avons vue reculer progressivement tant que l'orifice buccal s'agrandissait (colonnes I à IX), se rapproche maintenant de la fossette de **Hatschek** (colonnes X à XVI); la distance qui l'en sépare était de $0^{mm},43$, elle se réduit successivement à 34, 33, 30, 17 et 14 centièmes de millimètre.

Nous pouvons en conclure que le raccourcissement de l'orifice buccal larvaire est dû exclusivement à la soudure d'arrière en avant de la partie postérieure de ses deux lèvres. Reste à indiquer comment se fait cette soudure.

Suivant le bord libre des deux lèvres, l'endoderme se soude à l'endoderme, et l'ectoderme à l'ectoderme. En même temps, le splanchnocèle contenu dans l'épaisseur de chacune des deux lèvres se fusionne; ses deux parois, splanchnique et somatique, se mettent respectivement en continuité, et le *muscle du plancher buccal* se développe d'arrière en avant, tout en restant dans un plan vertical.

Le même phénomène continue à se produire pendant les premières phases de la métamorphose, quand commencent à s'ébaucher les premières fentes branchiales secondaires et apparaissent les débuts de la formation de la cavité buccale définitive.

Tout au début de la période de métamorphose (Pl. I, fig. XII[1] à XII[9]) le bord supérieur de la plaque ectodermique gauche dans toute son étendue (c'est-à-dire la lèvre supérieure de la fossette préorale, le bord supérieur de la plaque intermédiaire, et la lèvre supérieure de l'orifice buccal larvaire) commence à s'accroître de haut en bas pour constituer l'ébauche de la future lèvre gauche définitive (*lg*), la seule qui existe encore à ce moment.

Actuellement, l'ébauche de la cavité buccale définitive affecte

la forme d'une gouttière que nous appellerons *gouttière buccale* (*gb*), étendue longitudinalement sur la face latérale gauche de la tête.

Par son extrémité antérieure, cette gouttière se continue directement avec la cavité des organes dérivés de la fossette préorale larvaire (abstraction faite de la cavité du « nephridium », qui a cessé de communiquer avec la fossette sensorielle de Hatschek). Cela revient à dire que la gouttière buccale se continue en avant avec la cavité de la portion stomodœale de la fossette préorale (*stp*) et la cavité de la fossette de Hatschek (*fH*), cavités qui dès maintenant font partie de la cavité buccale définitive, dont elles occupent l'extrémité antérieure.

Nous pouvons donc distinguer dès maintenant à la gouttière buccale trois portions : une *portion antérieure* correspondant à la fossette préorale, une *portion moyenne* correspondant à la plaque ectodermique intermédiaire, et une *portion postérieure* correspondant à l'orifice buccal larvaire.

La paroi de la gouttière buccale est formée supérieurement et à gauche dans toute son étendue, par l'ébauche de la lèvre gauche (*lg*) de la cavité buccale définitive. Sa paroi latérale droite est formée : 1° dans sa portion antérieure (fig. XII^1 et XII^2) par la paroi de la fossette de Hatschek (*fH*) et surtout par l'épithélium de la portion stomodœale de la fossette préorale larvaire (*stp*) ; 2° dans sa portion moyenne (fig. XII^3 à XII^8) par la *plaque intermédiaire* (*pei*) des stades précédents ; 3° dans sa portion postérieure (fig. XII^9) par la *lèvre inférieure de l'orifice buccal larvaire*.

Cette paroi droite de la gouttière buccale correspond en définitive à toute l'étendue de la *plaque ectodermique gauche primitive* ; toutes les formations nées de cette plaque, et que nous voyons aux stades précédents rester en rapport immédiat avec l'extérieur, à savoir la fossette de Hatschek, la portion stomodœale de la fossette préorale, la plaque intermédiaire, et les lèvres de l'orifice buccal larvaire ne communiquent plus désormais avec l'extérieur que par l'intermédiaire de la gouttière buccale, dans laquelle tous ces organes sont maintenant rentrés.

L'orifice buccal larvaire se trouve ainsi refoulé au fond de la

portion postérieure de cette gouttière; il constitue dès maintenant l'*orifice pharyngien de la cavité buccale*, et consiste en une fente longitudinale et antéro-postérieure comme précédemment. Toutefois, si cet orifice conserve encore sa position des stades antérieurs, il a continué à se raccourcir d'arrière en avant, et n'offre plus qu'une longueur moyenne de $0^{mm},20$. Cette fermeture a continué à s'accomplir suivant le processus que nous avons décrit plus haut.

Quant au *velum* lui-même, toutes ses parties sont dès maintenant indiquées. Ses futures parties latérales droite et gauche, dont les cavités sont marquées par les lettres *cvd*, *cvg*, sont encore très peu développées, et représentées par les parties antérieures des lèvres, respectivement inférieure et supérieure, de l'orifice buccal larvaire au voisinage de la commissure. La future partie médiane du velum, dont la cavité est marquée par les lettres *cv*, est représentée par la cloison interposée entre le cul-de-sac préoral du pharynx à droite et la partie moyenne de la gouttière buccale à gauche. Elle est délimitée en avant par la paroi postérieure de la portion stomodœale de la fossette préorale, et en arrière par la commissure antérieure de l'orifice pharyngien de la cavité buccale.

Dans son ensemble, le velum forme donc dès maintenant une cloison verticale et antéro-postérieure tendue entre la cavité pharyngienne d'une part et la portion moyenne ainsi que l'extrémité antérieure de la portion postérieure de la gouttière buccale d'autre part. Ce septum en forme de fer à cheval comprend entre ses deux branches la partie antérieure de l'orifice pharyngien (*obl*). Il est formé : à droite, par l'épithélium pharyngien (endodermique), à gauche, par l'épithélium de la gouttière buccale (ectodermique); entre ces deux revêtements épithéliaux est interposée une partie du splanchnocèle (*cavité du velum*, *cv*, *cvg*, *cvd*), dont la paroi somatopleurale a donné naissance déjà précédemment au *muscle du velum*. Ce muscle en fer à cheval (Pl. I, fig. XII^4 à XII^9, *mv*) n'atteint pas par l'extrémité postérieure de ses branches le *muscle du plancher buccal*, qui n'existe qu'en arrière de la commissure postérieure de l'orifice pharyngien.

Nous venons de voir que le premier rudiment de la lèvre gauche de la cavité buccale définitive se forme aux dépens du bord supérieur de la plaque ectodermique gauche primitive.

De même, mais à un stade un peu plus avancé, le premier rudiment de la lèvre droite naît aux dépens du bord inférieur de la plaque ectodermique gauche dans toute son étendue. C'est ce que nous enseigne la larve représentée planche I, fig. XIII^{1} à XIII^{5}, et planche II, fig. XIII^{6} à XIII^{10}. La lèvre droite (*ld*) s'y montre comme un repli ectodermique saillant, qui fait apparaître la gouttière buccale (*gb*) d'autant plus profonde.

Dans toute son étendue, la gouttière buccale, à grand axe antéro-postérieur, regarde encore directement à gauche. Elle offre toujours à considérer les trois portions que nous avons distinguées au stade précédent : une portion antérieure, une portion moyenne et une portion postérieure.

La portion postérieure comprend toujours toute l'étendue de la gouttière buccale correspondant à l'orifice buccal larvaire (orifice pharyngien) qui en occupe le fond, c'est-à-dire la paroi latérale droite. Mais cet orifice s'est encore notablement raccourci depuis le stade précédemment décrit. C'est ainsi que sa longueur ne mesure plus que 0^{mm},07 à 0^{mm},08. Ce raccourcissement a continué à s'effectuer progressivement par le même processus qu'antérieurement.

En même temps que s'est réduit le diamètre antéro-postérieur de l'orifice pharyngien, cet orifice s'est enfoncé plus profondément dans la gouttière buccale ; c'est là la conséquence de l'approfondissement de cette gouttière, par suite de la formation de la lèvre droite définitive.

Notons enfin l'apparition dans l'épaisseur de cette dernière (et dans l'étendue de la portion postérieure de la gouttière buccale seulement) des premiers rudiments des éléments squelettiques de l'anneau buccal (fig. XIII^{7} à XIII^{10}, *sqb*).

Telles sont les modifications subies par la portion postérieure de la gouttière buccale, et dont rend compte la comparaison des figures XII et XIII. Mais c'est dans les portions antérieure et moyenne de la gouttière buccale que se sont produits les changements les plus importants.

Au stade précédent (fig. XII), la portion moyenne assez allongée de la gouttière buccale était dans presque toute son étendue (fig. XII^{4} à XII^{8}) appliquée longitudinalement contre la future partie médiane du velum, et seule son extrémité antérieure (fig. XII^{3} et XII^{2}) contournait l'extrémité antérieure du velum pour se continuer avec la cavité de la portion stomodœale de la fossette préorale (*stp*).

Au stade qui nous occupe (fig. XIII), la portion moyenne de la gouttière buccale (fig. XIII^{4} à XIII^{7}, *gb*) paraît notablement raccourcie dans le sens antéro-postérieur ; il en est de même de la partie médiane du velum (fig. XIII^{4} et XIII^{5} *cv*) et du cul-de-sac préoral du pharynx (fig. XIII^{4} à XIII^{7} *td*). Or, si on compare les figures XII^{2} à XII^{9} avec les figures XIII^{2} à XIII^{9}, on constate que ces modifications sont dues exclusivement à cette circonstance que l'extrémité antérieure de la portion moyenne de la gouttière buccale, extrémité qui contourne la partie médiane du velum en avant, s'est fortement invaginée d'avant en arrière contre la partie médiane du velum et contre le cul-de-sac préoral du pharynx. Nous donnerons à cette partie antérieure de la portion moyenne de la gouttière buccale le nom de *portion stomodœale de la partie moyenne de la gouttière buccale.*

Les résultats de ce phénomène sont : 1° la réduction du cul-de-sac préoral du pharynx, et 2° un changement de position remarquable de la future partie médiane du velum. Les portions latérales du velum, sa future branche droite (branche inférieure actuelle) et sa future branche gauche (branche supérieure actuelle) gardent leur position des stades précédents, et leur ensemble, délimitant supérieurement et inférieurement l'orifice buccal larvaire (*obl*), continue à former un diaphragme vertical et antéro-postérieur (fig. XIII^{8} à XIII^{10}). Mais la future portion médiane, tout en restant dans un plan vertical, s'est inclinée vers la droite par son extrémité antérieure, ce qui est dû à l'invagination subie par l'extrémité antérieure ou stomodœale de la portion moyenne de la gouttière buccale. Il en résulte que cette portion médiane forme désormais une cloison verticale, tendue dans un plan non plus antéro-postérieur, mais oblique d'avant en arrière et de droite à gauche (fig. XIII^{4} à XIII^{6}).

La cavité de la portion médiane du velum (*cv*) a subi en même temps quelques légères modifications. Au stade précédent (fig. XII⁴) elle ne s'étendait pas vers l'avant au delà du cul-de-sac préoral du pharynx; elle se prolonge maintenant sous forme d'un diverticule interposé entre la corde dorsale (*c*), l'aorte (*ag*) et le « nephridium » (*nh*) d'une part, et la voûte de la portion stomodœale de la fossette préorale (*stp*) d'autre part, jusqu'à l'extrémité antérieure de la fossette de Hatschek (fig. XII² à XII⁴, *cv*).

Une autre conséquence du même phénomène consiste en ce fait que la portion antérieure de la gouttière buccale (*gb*) s'est accrue aux dépens de sa portion moyenne, attendu qu'une partie de cette dernière (sa portion stomodœale) s'est adjointe maintenant à la portion stomodœale de la fossette préorale (comparer fig. XIII¹ à XIII⁵ avec fig. XII¹ à XII³).

Examinons maintenant quelle est, au stade qui nous occupe, la constitution des parois de la gouttière buccale. A cette gouttière il y a lieu de distinguer, dans toute son étendue, une paroi supérieure, une paroi inférieure et un fond qui en forme la paroi latérale droite. Ses parois supérieure et inférieure sont formées respectivement par la lèvre gauche (*lg*) et la lèvre droite (*ld*) de la future cavité buccale définitive. Le fond de la gouttière, c'est-à-dire sa paroi latérale droite actuelle, est constitué par tout l'ensemble des formations nées de la plaque ectodermique gauche primitive. Dans l'étendue de la portion postérieure de la gouttière (fig. XIII⁸ à XIII¹⁰), cette paroi est perforée par l'orifice pharyngien (*obl*), fente longitudinale beaucoup moins étendue qu'au stade précédent, et qui fait communiquer la gouttière buccale avec la cavité pharyngienne.

La gouttière buccale communique d'autre part avec l'extérieur dans toute l'étendue de l'espace compris entre le bord libre des lèvres définitives (fente buccale définitive *fbd*).

La lèvre droite définitive se perd en avant dans le bord inférieur de la portion stomodœale de la fossette préorale; la lèvre gauche définitive se prolonge un peu en avant de l'extrémité antérieure de la fossette préorale sur la face latérale gauche de la tête.

En arrière, les deux lèvres forment par leur réunion la commissure postérieure de la bouche, à la limite antérieure du plancher buccal.

L'approfondissement de la gouttière buccale (que nous pourrions déjà appeler cavité buccale), approfondissement qui résulte de la formation de sa lèvre droite et de l'extension plus grande prise par sa lèvre gauche, a pour effet de reporter plus profondément encore qu'au stade précédent l'orifice pharyngien et le velum.

Nous avons décrit plus haut les modifications qui se sont introduites dans la constitution de la partie médiane du velum. En ce qui concerne ses futures parties latérales, elles ne diffèrent du stade précédent qu'en ce qu'elles font actuellement une saillie plus forte vers la cavité. Par leur extrémité postérieure, elles se perdent dans la saillie des lèvres de l'orifice pharyngien, au voisinage immédiat de la commissure postérieure. Quant au muscle du velum (*mv*), il affecte toujours la forme d'un fer à cheval; par leur extrémité postérieure, ses deux branches n'arrivent pas encore à la commissure postérieure de l'orifice pharyngien, ou, pour être plus exact, ce dernier ne s'est pas encore suffisamment réduit pour que sa commissure postérieure soit reportée en avant jusqu'aux extrémités postérieures de l'arc musculaire.

Le stade qui vient de faire l'objet de notre description présente donc comme caractéristique :

1° En ce qui concerne la formation de la cavité buccale définitive :

a) La formation de la lèvre droite définitive (*ld*), dans la partie postérieure de laquelle ont apparu les premiers éléments squelettiques de l'anneau buccal (fig. XIII^7 à XIII^{10} *sqb*);

b) L'accroissement de la lèvre gauche (*lg*);

c) L'approfondissement de la gouttière buccale (*gb*);

d) Le raccourcissement d'arrière en avant de la portion postérieure de cette gouttière, par suite de la progression d'arrière en avant du plancher buccal;

e) Le raccourcissement de la portion moyenne de la gouttière buccale au profit de sa portion antérieure.

2° En ce qui concerne le velum :

a) La saillie plus marquée de ses portions latérales ;

b) Le raccourcissement dans le sens antéro-postérieur et le redressement de sa future partie médiane par suite de la rentrée progressive de la portion antérieure de la plaque intermédiaire (partie stomodœale de la portion moyenne de la gouttière buccale) dans la cavité de la fossette préorale ;

c) La prolongation en avant de la cavité du velum à la voûte de la portion stomodœale de la fossette préorale.

Tous ces phénomènes deviennent plus marqués au stade représenté planche II, fig. XIV¹ à XIV⁸, qui n'offre guère d'ailleurs de faits nouveaux à signaler, toutes les différences entre les figures XIII¹ à ¹⁰ et XIV¹ à ⁸ étant de simples différences de degré.

Les deux lèvres définitives sont plus accusées ; les éléments squelettiques (*sqb*) de la lèvre droite (*ld*) prennent une plus grande extension d'arrière en avant; ils se sont étendus maintenant jusqu'au niveau de la portion antérieure de la cavité buccale (fig. XIV³ et XIV⁴). La gouttière buccale, qui regarde toujours à gauche, mais déjà en même temps un peu vers le bas, est devenue plus vaste, et mérite le nom de *cavité buccale définitive* (*cbd*).

La portion antérieure de la cavité est devenue beaucoup plus étendue encore qu'au stade précédent. La portion stomodœale de la fossette préorale, dont la paroi constitue maintenant le « *Räderorgan* » (*ro*), s'est tout à fait confondue avec la partie stomodœale de la portion moyenne de la cavité buccale, dont au stade précédent (fig. XIII¹ à XIII⁴) elle était encore séparée par un repli épithélial.

Cette portion moyenne est réduite à l'état d'un simple repli transversal et vertical (fig. XIV⁶ et XIV⁷) interposé entre la portion antérieure et la portion postérieure de la cavité buccale.

C'est ce repli qui constitue la portion médiane du velum, cloison verticale et transversale dont la paroi latérale droite est toujours délimitée par l'épithélium du cul-de-sac préoral du pharynx, et la paroi latérale gauche par l'épithélium du fond de la cavité buccale en cette région.

Ce septum est creusé d'une vaste cavité cœlomique (*cv*, *cvd*, *cvg*), et pousse en avant un cul-de-sac (fig. XIV¹ à XIV⁵ *cv*) interposé comme au stade précédent entre la corde dorsale (*c*), l'aorte gauche (*ag*) et le « nephridium » (*nh*) d'une part, et la voûte du « Räderorgan » d'autre part. Le cul-de-sac préoral du pharynx est encore réduit (fig. XIV⁶ et XIV⁷ *td*), et est interposé entre le velum à gauche et le splanchnocèle à droite.

Quant à la portion postérieure de la cavité buccale, son diamètre antéro-postérieur se trouve encore plus réduit qu'au stade précédent, ce qui est en rapport avec la continuation de la réduction de l'orifice buccal larvaire ou orifice pharyngien, que l'on peut dès maintenant appeler *orifice du velum*.

Le diamètre antéro-postérieur de cet orifice, compris entre sa commissure antérieure et sa commissure postérieure, ne mesure plus, chez la larve qui nous a fourni les figures XIV, que 0^{mm},04, à 0^{mm},05. On peut s'assurer que ce raccourcissement est toujours bien dû à la fermeture progressive de l'orifice pharyngien d'arrière en avant par soudure des lèvres de cet orifice à partir de leur extrémité postérieure, en jetant un coup d'œil sur le tableau p. 40-41. Il nous montre que, tandis que la commissure antérieure occupe toujours invariablement la même position par rapport à la fossette de Hatschek, la commissure postérieure, au contraire, s'en est rapprochée d'une longueur équivalente à la différence entre le diamètre antéro-postérieur de cet orifice au stade précédent, et son diamètre antéro-postérieur actuel.

Un autre fait qui prouve bien que c'est réellement de cette façon que s'est raccourci cet orifice, c'est que, contrairement à ce qu'on pouvait observer jusqu'à présent, les extrémités postérieures des deux parties latérales du velum et du muscle du velum se trouvent actuellement réunies et soudées, au niveau de la commissure postérieure de l'orifice, à la face interne du plancher buccal. Le velum et son muscle ne présentent plus maintenant la forme en fer à cheval décrite aux stades précédents, mais constituent l'un et l'autre un anneau complet. L'orifice du velum (*obl*), qui fait communiquer la cavité pharyngienne avec la cavité buccale dans la portion postérieure de cette dernière, représente donc l'extrémité antérieure de l'orifice buccal

larvaire ou orifice pharyngien des stades précédents. Il regarde toujours vers la gauche, et son grand axe est toujours antéro-postérieur : sa commissure antérieure n'est que la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire, et sa commissure postérieure représente le point de soudure des extrémités postérieures des parties latérales du velum, ou, ce qui revient au même, la limite antérieure de la partie de la fente buccale larvaire qui s'est fermée par soudure de ses lèvres.

La réduction de l'orifice buccal larvaire est maintenant accomplie, et ce qui persiste de cet orifice, l'orifice du velum, regarde cependant encore directement à gauche (fig. XIV⁸).

En suivant pas à pas toutes les modifications subies par les organes buccaux pendant la période de la métamorphose, nous avons pu nous assurer qu'elles se sont accomplies jusqu'ici sans qu'il intervînt aucun changement dans la position relative de ces organes. Le seul changement consiste dans le redressement relatif de la portion médiane du velum ; ce redressement, nous l'avons vu, doit être attribué à la rentrée dans la portion antérieure de la cavité buccale de l'extrémité antérieure ou stomodœale de la partie moyenne de cette cavité.

En ce qui concerne le raccourcissement de la fente buccale larvaire, on ne peut constater aucune trace du mouvement de rotation de 90° autour d'un axe vertical qu'admet Willey pour expliquer le mécanisme de l'ajustement de la cavité buccale pendant la métamorphose. La partie antérieure de cet orifice et de ses lèvres ne devient nullement, comme le prétend Willey, la partie droite de l'orifice du velum et du velum lui-même, pas plus que la partie postérieure de l'orifice et de ses lèvres ne devient la partie gauche de l'orifice du velum et de ce dernier. En fait, l'extrémité antérieure de l'orifice buccal larvaire et l'extrémité antérieure des lèvres qui le délimitent continuent à former respectivement l'extrémité antérieure du velum et de son orifice. L'extrémité postérieure de l'orifice du velum représente l'extrémité postérieure de la partie de l'orifice buccal larvaire qui ne se ferme jamais, et l'extrémité postéro-inférieure du velum devenu annulaire correspond au point de soudure des extrémités postérieures de ses deux branches latérales.

Le dernier et seul changement qui doit encore s'accomplir pour nous conduire du stade que nous venons de décrire à l'état définitif, est, contrairement à l'opinion de **Willey** et de **Van Wijhe**, de la plus grande simplicité, et le processus tout entier se ramène à l'accroissement des lèvres, et spécialement de la lèvre gauche, de la cavité buccale définitive.

Les figures XV^1 à XV^8 de la planche II représentent un certain nombre des coupes successives pratiquées d'avant en arrière chez une larve arrivée à la fin de la période de métamorphose, chez laquelle la bouche n'est pas encore complètement symétrique, mais offre déjà, jusque dans ses détails, l'organisation définitive qu'elle présentera chez l'adulte. Nous n'en figurons que quelques coupes, choisies de manière à permettre d'établir au point de vue topographique un rapprochement avec les figures du stade précédent.

Les modifications dont ces figures nous montrent et le mécanisme et le résultat presque définitif peuvent se résumer ainsi :

1° L'accroissement plus grand de la lèvre gauche (*lg*) rapproche la fente buccale (*fbd*) de la ligne médio-ventrale ; la cavité buccale (*cbd*) regarde dès lors directement vers le bas. Si dans sa partie antérieure (fig. XV^1 à XV^4) la cavité buccale semble encore regarder un peu vers la gauche, cela résulte de ce que, comme c'est d'ailleurs toujours le cas chez l'adulte, la lèvre gauche ne descend jamais aussi bas que la lèvre droite.

En même temps que les lèvres s'accroissent, leurs éléments squelettiques (*sqb*) se développent ; ils deviennent plus marqués dans la lèvre droite, qui montre déjà les premiers rudiments des *tentacules labiaux*, et ils ont apparu dans la lèvre gauche.

Le mésoderme de la lèvre gauche, qui formait jusqu'à présent une masse pleine, se creuse d'une cavité (*spl*), dépendance du splanchnocèle primitif.

2° Les stades précédents nous montraient le velum verticalement tendu entre la cavité pharyngienne à droite et la cavité buccale à gauche. Son bord supérieur, inséré à la face interne de la lèvre gauche, est entraîné vers la face ventrale de l'animal par le fait de l'accroissement de cette lèvre ; les insertions de son bord inférieur restent fixes, la lèvre droite ne prenant pour ainsi

dire aucune extension. De cet inégal accroissement des deux lèvres résulte une apparente rotation de l'ensemble du velum autour d'un axe horizontal et antéro-postérieur.

Ce changement de position a pour conséquences : *a*) que l'amplitude du splanchnocèle (*spl*) s'est réduite; *b*) que l'axe transversal de la partie médiane du velum et celui du cul-de-sac préoral du pharynx ne sont plus verticaux, mais horizontaux; *c*) que le cul-de-sac préoral du pharynx n'est plus situé à droite de la partie médiane du velum, mais au-dessus d'elle; *d*) que les parties latérales du velum, au lieu d'être l'une supérieure et l'autre inférieure, sont devenues respectivement gauche et droite; enfin *e*) que la commissure postérieure de l'orifice du velum, tout en restant postérieure, est devenue médio-ventrale.

Le velum est donc actuellement, comme chez l'adulte, un diaphragme obliquement placé de haut en bas et d'avant en arrière, tendu transversalement entre la cavité buccale définitive (*cbd*) qui siège en avant et en dessous de lui, et la cavité pharyngienne (*td*) placée en arrière et au-dessus.

Résumé.

1° La *lèvre gauche* de la cavité buccale définitive se forme comme un repli des téguments le long du bord supérieur de la plaque ectodermique gauche primitive dans toute son étendue.

La *lèvre droite* apparaît plus tardivement, et se forme comme un repli des téguments le long du bord inférieur de la plaque ectodermique gauche primitive.

La lèvre gauche vient mourir sous forme d'une petite crête un peu en avant de l'extrémité antérieure de la fossette de Hatschek. La lèvre droite, par son extrémité antérieure, se perd insensiblement au bord inférieur de la fossette préorale.

2° De la formation, au début de la métamorphose, des deux lèvres de la cavité buccale définitive, et de leur accroissement aux stades suivants du développement, résulte la formation, sur la face latérale gauche de la tête, d'une gouttière longitudinale, qui s'approfondit progressivement : c'est la *gouttière buccale*, ébauche de la *cavité buccale définitive*.

3° On peut distinguer à la gouttière buccale trois parties, correspondant respectivement aux trois subdivisions de la plaque ectodermique primitive : fossette préorale (*portion antérieure*), plaque intermédiaire (*portion moyenne*) et pourtour des lèvres de l'orifice buccal larvaire (*portion postérieure*).

a) La portion antérieure de la gouttière buccale se confond au début avec la cavité des organes dérivés de la fossette préorale larvaire : fossette de Hatschek et portion stomodœale de la fossette préorale (le « nephridium » de **Hatschek** a, lui, perdu son débouché originel dans la fossette préorale). Au début de la métamorphose, il s'adjoint à la portion stomodœale de la fossette préorale une partie antérieure, déprimée, de la plaque intermédiaire, qui, d'abord distincte de la portion stomodœale de la fossette préorale, finit par se confondre avec elle.

Ce phénomène est accompagné du redressement de la partie médiane du velum ; de cloison antéro-postérieure et verticale qu'elle était, cette partie médiane devient une cloison transversale et verticale.

b) La portion moyenne de la gouttière buccale, ainsi réduite, ne constitue plus alors que la partie de la cavité buccale correspondant au bord libre de la partie médiane du velum.

c) La portion postérieure de la gouttière buccale, répondant à l'orifice buccal larvaire, se réduit progressivement d'arrière en avant, au fur et à mesure que se réduit cet orifice.

4° Dans toute la partie postérieure de l'orifice buccal larvaire, les lèvres de ce dernier se soudent progressivement d'arrière en avant, pendant la fin de la période larvaire et pendant la période de métamorphose, pour constituer le plancher de la cavité buccale définitive. Seule, la partie antérieure de l'orifice buccal larvaire persiste, et devient l'*orifice du velum* : ce n'est, en effet, que dans l'étendue de la partie antérieure de l'orifice buccal larvaire que les lèvres de ce dernier interviennent dans la formation du velum, dont elles constituent les parties latérales.

5° Il en résulte que le velum, primitivement en forme de fer à cheval ouvert en arrière, se trouve transformé en un anneau complet, à la fin de la métamorphose, lorsque la soudure des lèvres de la partie postérieure de l'orifice buccal larvaire est achevée.

Tant que cette fermeture n'est pas complète, nous appelons cet orifice l'*orifice pharyngien de la cavité buccale.*

6° Toutes ces modifications subies par l'orifice buccal larvaire s'accomplissent sans que cet orifice ait cessé d'être latéral gauche : la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire reste antérieure pendant tout le cours du développement, et elle devient la commissure antéro-supérieure de l'orifice du velum définitif.

La réduction du diamètre antéro-postérieur de l'orifice buccal larvaire ne se produit donc pas, comme l'admet **Willey**, par une rotation de 90 degrés de cet orifice autour d'un axe vertical, mais exclusivement par soudure progressive de ses lèvres dans leur partie postérieure.

7° Tandis que les lèvres gauche et droite de la cavité buccale définitive dérivent respectivement des parois supérieure (lèvre gauche) et inférieure (lèvre droite) de la gouttière buccale, les organes issus de la *plaque ectodermique gauche primitive* constituent la paroi latérale droite, c'est-à-dire le fond de la gouttière buccale; dans la cavité buccale définitive de l'adulte, ils siègent surtout à la voûte de cette dernière. Ce changement dans la position relative de ces organes provient de ce que, à la fin de la période de métamorphose de la larve, la cavité buccale définitive, au lieu de regarder vers la gauche, regarde directement vers le bas : la *fente buccale définitive*, antéro-postérieure et gauche pendant la métamorphose de la larve, devient antéro-postérieure et médio-ventrale à la fin de cette période.

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Il conviendrait maintenant, afin d'établir les homologies des divers organes constitutifs de la bouche de l'Amphioxus, de comparer leur mode de formation et leur disposition anatomique d'une part avec les organes buccaux des Tuniciers, et d'autre part avec ceux des Vertébrés craniotes.

En ce qui concerne la comparaison des organes buccaux de l'Amphioxus avec ceux des Tuniciers, les renseignements que nous possédons sur les détails du développement de ces organes chez les Urochordés nous paraissent actuellement encore trop incomplets pour autoriser un essai d'interprétation. Mais les recherches qui font l'objet du présent mémoire nous permettent, croyons-nous, d'établir une comparaison satisfaisante entre les divers organes de la bouche de l'Amphioxus et ceux des Craniotes, et tout spécialement des Cyclostomes.

Les premières recherches détaillées sur le développement ontogénique des organes buccaux du *Petromyzon* ont été publiées par **A. Dohrn** (14) en 1883.

Déjà, auparavant, **Balfour** et **Scott** avaient fait mention de l'extension extraordinaire que prend l'invagination buccale ectodermique (stomodœum) chez l'embryon du *Petromyzon*, et **Scott** (12) avait fait connaître ce résultat surprenant que, contrairement à ce qui se passe chez les Sélaciens et en général chez tous les autres Vertébrés, le diverticule hypophysaire (poche de Rathke) ne se forme pas comme une dépendance du stomodœum, mais procède d'une invagination commune avec la fosse nasale.

Dohrn confirma d'abord ces premiers faits.

Chez l'embryon du *Petromyzon*, le troisième jour après l'éclosion, on constate à la face inférieure de l'extrémité céphalique, depuis l'extrémité antérieure du cerveau antérieur jusqu'à l'extrémité antérieure du corps thyroïde futur, un double épaississement de l'ectoderme. (Voir fig. 1, qui est la reproduction de la fig. 2, pl. XVIII du mémoire de **Dohrn**.)

L'un de ces épaississements ectodermiques (*N*), antérieur par rapport à l'autre, est appliqué contre le plancher du cerveau antérieur et constitue la première ébauche de la *fosse nasale*, unique et impaire chez le *Petromyzon*.

L'autre épaississement de l'ectoderme (*St*), postérieur par rapport au précédent, est dirigé vers l'endoderme du tube digestif, et constitue la première ébauche de l'invagination buccale, c'est-à-dire du *stomodœum*.

Cette ébauche du stomodœum divise en deux parties latérales

la masse mésodermique qui a proliféré autour de la future invagination buccale. Les parties latérales épaissies de ce mésoderme représenteraient d'après **Dohrn** les cavités céphaliques antérieures aux dépens desquelles se forment surtout les muscles de la bouche, de la lèvre supérieure, de la lèvre inférieure, des tentacules labiaux, et la musculature du velum.

Entre ces deux épaississements ectodermiques, qui ne tardent

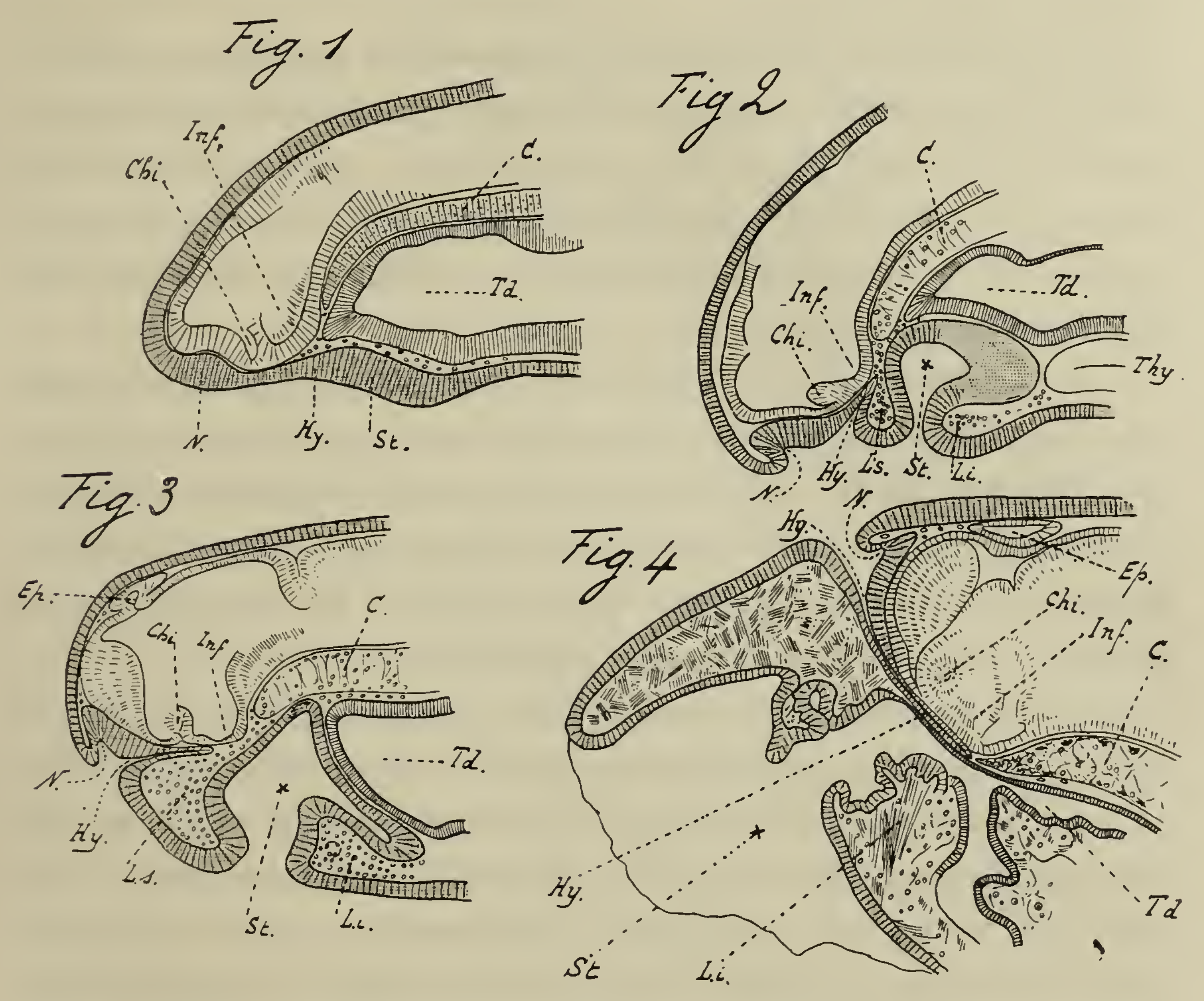


Fig. 1 à 4.— Développement de la fossette olfactive, de l'hypophyse et de la cavité buccale chez l'Ammocète, d'après Dohrn (14). Reproduction des figures 2, 4, 6, 8, Pl. XVIII du mémoire de l'auteur. — *C*, Corde dorsale; *Chi*, Chiasma; *Ep*, Epiphyse; *Hy*, Hypophyse; *Inf*, Infundibulum; *Li*, Lèvre inférieure; *Ls*, Lèvre supérieure; *N*, Fossette olfactive; *St*, Stomodœum; *Td*, Tube digestif; *Thy*, Corps thyroïde.

pas à s'invaginer peu à peu, il existe une zone neutre de cellules ectodermiques. L'extrémité antérieure de cette zone, c'est-à-dire le point où elle se continue dans l'épaississement antérieur, s'invagine plus tard pour constituer *l'ébauche de l'hypophyse* (*Hy*, voir fig. 2, qui est la reproduction de la fig. 4 de **Dohrn**). En même temps, le mésoderme repousse en dehors tout le reste de la zone ectodermique intermédiaire et la paroi supérieure

primitive de l'invagination buccale, et amène ainsi la formation de l'ébauche de la lèvre supérieure (*Ls*).

Il en résulte (comparer fig. 1 et 2) qu'aux dépens des deux épaississements ectodermiques primitifs se sont formées deux dépressions à parois ectodermiques, séparées par l'ébauche de la lèvre supérieure; ces deux dépressions sont placées l'une devant l'autre et communiquent séparément avec l'extérieur, chacune par un orifice.

A l'extrémité antérieure de la dépression antérieure s'ouvre l'ébauche de la fosse olfactive *N*, tandis que la poche de Rathke, ébauche de l'hypophyse *Hy*, communique avec l'extérieur au niveau de l'extrémité postérieure de cette même dépression antérieure, à laquelle nous pouvons donner le nom de *fosse olfactivo-hypophysaire*.

L'invagination hypophysaire (fig. 2, *Hy*) se dirige directement vers l'extrémité antérieure de la corde dorsale *C* : elle est appliquée contre l'ébauche de l'infundibulum *Inf*. Vers l'extrémité aveugle de l'invagination hypophysaire se dirige un prolongement médio-dorsal effilé de l'endoderme, qui cependant ne l'atteint pas, et qui plus tard, d'après **Dohrn**, s'atrophierait.

D'après **Kupffer** (16) au contraire, ce prolongement endodermique, auquel il donne le nom de *poche endodermique antérieure*, naît à un stade du développement beaucoup plus reculé que ne l'indique **Dohrn**, même avant la formation du stomodœum et de l'hypophyse. Loin de s'atrophier, cette poche pousse deux diverticules latéraux (**Kupffer**, 18), dont la lumière se remplit de cellules, puis la partie postérieure de la poche se rétrécit pour se séparer finalement du pharynx chez l'Ammocète longue de 4,5 millimètres. Ses deux diverticules latéraux deviennent les cavités céphaliques antérieures.

Dans la suite du développement (voir fig. 3 et 4, qui représentent respectivement les fig. 6 et 8 du mémoire de **Dohrn**), on constate que l'invagination olfactive remonte progressivement de la face inférieure sur la face supérieure de la tête, ce qui est dû au développement extraordinaire que prend la lèvre supérieure, laquelle surplombe toute l'extrémité antérieure de la tête. Or, si l'on compare l'invagination olfactive dans les

figures 2, 3 et 4, on constate que dans la figure 4, il n'y a réellement que le pourtour de la fossette postéro-supérieure *N* qui corresponde à toute l'invagination olfactive *N*, qui dans la figure 3 se distingue si nettement de la poche hypophysaire (*Hy*).

C'est cette seule partie *N* qui mérite réellement le nom de fosse nasale; c'est elle seule dont l'épithélium contient des cellules olfactives; c'est elle seule qui se plisse plus tard et qui reçoit les filets des nerfs olfactifs.

Tout le restant de l'invagination olfactive appartient primitivement à l'hypophyse (*Hy*) qui s'est considérablement développée.

L'extrémité aveugle de l'invagination hypophysaire se trouve finalement (fig. 4) appliquée sous l'infundibulum, au voisinage immédiat de l'extrémité antérieure de la corde dorsale, et elle est contiguë à la voûte du tube digestif.

Ce sont là les rapports topographiques que présente l'hypophyse chez tous les autres Craniotes; mais à côté de ces caractères communs, l'hypophyse des Pétromyzontides se distingue par quelques particularités qui lui sont propres : 1° jamais elle ne se sépare de son orifice d'invagination primitif; 2° elle ne procède pas du stomodœum mais plutôt de la fossette olfactive, et constitue avec elle une formation unique que nous pouvons appeler *dépression ou fosse olfactivo-hypophysaire* ($N + Hy$).

Dans la suite du développement, pendant la métamorphose de la larve, après avoir donné naissance aux dépens de sa voûte à des diverticules glandulaires qui s'en détachent pour se mettre plus intimement en relation avec l'infundibulum, le tube hypophysaire devient le *cul-de-sac nasal* des auteurs, qui se prolonge en arrière jusqu'à la voûte du pharynx, où son extrémité aveugle se trouve située en arrière du velum.

Comment se forment chez le *Petromyzon* le *velum* et l'*orifice du velum* qui fait communiquer la cavité buccale, dérivée du stomodœum, avec la cavité du pharynx?

Aux stades représentés dans les figures 2 et 3, on voit que la cavité du stomodœum est séparée de la cavité du tube digestif par une cloison épithéliale (*membrane pharyngienne*), primitive-

ment formée par le simple adossement de la paroi postérieure épithéliale du stomodœum, et de la paroi ventrale, également épithéliale, du tube digestif. Cette cloison, d'abord presque horizontale (fig. 1), se redresse peu à peu (fig. 2 et 3) par suite de l'approfondissement de la cavité du stomodœum, mais elle reste toujours, cependant, oblique de haut en bas et d'avant en arrière.

Plus tard, entre son revêtement épithélial antérieur (ectodermique) et son revêtement épithélial postérieur (endodermique) s'insinue le mésoderme.

D'après **Shipley** (15), vers le vingtième jour du développement, il se produit à l'angle postéro-inférieur de cette cloison une soudure intime entre l'ectoderme stomodœal et l'endoderme pharyngien. Au niveau de cette soudure, la cloison se perfore et cet orifice devient l'orifice du velum; le restant de la membrane pharyngienne, au pourtour de cet orifice, devient le velum, diaphragme légèrement oblique en bas et en arrière interposé entre la cavité buccale et le pharynx. Par suite de la situation de l'orifice du velum et de l'obliquité de cette cloison, il doit nécessairement exister en avant et au-dessus de l'orifice un cul-de-sac du pharynx d'autant plus étendu dans le sens antéro-postérieur que le velum est plus obliquement placé. Ce cul-de-sac pharyngien doit donc se réduire progressivement dans le cours du développement à mesure que le velum se redresse.

Le velum de l'Ammocète est par conséquent un diaphragme tendu entre la cavité buccale (stomodœum) et le pharynx : son revêtement épithélial antérieur est ectodermique, son revêtement épithélial postérieur est endodermique, et le mésoblaste interposé entre eux se transforme d'après **Shipley**, au pourtour de l'orifice du velum, en fibres musculaires, pour donner naissance au muscle du velum.

On sait que **von Baer**, **His**, **Nuel** et **v. Wijhe** ont soutenu que l'extrémité antérieure du névraxe correspond à l'infundibulum du cerveau; d'après ces auteurs, chez les Craniotes l'extrémité antérieure du cerveau s'infléchissant autour de

l'extrémité antérieure de la corde dorsale se serait progressivement reportée à la face ventrale de la tête. Cette manière de voir a été combattue par **v. Kupffer** (16) en ce qui concerne le *Petromyzon*. Néanmoins **Hatschek** en 1892 (6) la défendit de nouveau, et admit que chez l'Amphioxus le *lobe olfactif* de **Langerhans** correspondrait à l'infundibulum du cerveau des Craniotes, et que la *fossette de Kölliker*, dépression ectodermique ciliée qui chez l'Amphioxus est en rapport immédiat avec le lobe olfactif de Langerhans, serait l'homologue à la fois de l'hypophyse et de l'organe olfactif des Craniotes.

En 1893, **v. Kupffer** (17) a établi que chez l'embryon de l'Esturgeon (*Acipenser sturio*), entre le deuxième et le troisième jour après la fécondation, l'extrémité antérieure de la paroi dorsale du cerveau présente, comme chez l'Amphioxus, un prolongement conique uni à une plaque ectodermique dorsale épaissie, occupant la place du neuropore.

Or, ce prolongement ne devient nullement l'infundibulum, mais après s'être séparé de la plaque ectodermique en question il persiste comme extrémité antérieure du cerveau, et constitue ce que **v. Kupffer** appelle le *lobe olfactif impair*. Cette manière de voir de **v. Kupffer** a été confirmée par **Rabl Rückhard** (25) chez l'embryon des Sélaciens, et par **Bürckhardt** (26) chez d'autres Craniotes.

Dans ces circonstances, il est évident que, comme le soutint **v. Kupffer**, la fossette de Kölliker n'est nullement comparable à l'hypophyse des Vertébrés; elle serait plutôt comparable, d'après **v. Kupffer**, à cette plaque ectodermique médiane avec laquelle est encore uni chez l'embryon de l'*Acipenser* le cerveau antérieur, et que l'auteur appelle *plaque olfactive médiane*. D'après **v. Kupffer**, il existerait chez l'Amphioxus une sorte d'infundibulum à la partie postérieure du plancher de la vésicule cérébrale. Quant à savoir si chez l'Amphioxus il existe un organe homologue de l'hypophyse des Craniotes, l'auteur (18) déclare que c'est un point difficile à trancher, et nous avons déjà rappelé précédemment de quelle manière il a tenté d'établir cette homologie.

En ce qui concerne spécialement le mode de développement de l'hypophyse, les données fournies par **v. Kupffer** chez l'*Aci-*

penser nous paraissent de la plus haute importance. Chez l'Esturgeon pas plus que chez l'Ammocète, la poche de Rathke ne se forme aux dépens du stomodœum, mais naît plus dorsalement, en relation immédiate avec cette plaque ectodermique impaire (plaque olfactive médiane) à laquelle se trouve encore unie l'extrémité antérieure du cerveau. Entre l'orifice externe de la poche hypophysaire et le stomodœum siège un autre organe ectodermique, le *disque adhésif*.

L'hypophyse, tube cylindrique étroit, s'étend obliquement en bas et en arrière vers le plancher du cerveau, et pendant la première moitié du troisième jour du développement, l'extrémité postérieure de ce tube est en continuité avec la voûte épithéliale du tube digestif : pendant cette période du développement, il s'ouvre dans la cavité du tube digestif, comme le *canal nasal* ou *naso-pharyngien* des Myxinoïdes.

D'après **v. Kupffer**, la partie de l'endoderme dans laquelle se fait ce débouché de l'extrémité postérieure de l'hypophyse serait celle qui se développe plus tard en deux évaginations qui deviennent les cavités céphaliques. Pour **v. Kupffer**, ce rapport s'exprimerait plus nettement encore chez l'Ammocète : la poche endodermique antérieure ou *poche endodermique préorale* destinée à se séparer du tube digestif, et contre laquelle le fond de l'hypophyse se termine en cul-de-sac, fournit latéralement les cavités céphaliques. Il admet que c'est par suite de la soudure et de la mise en communication de ces deux organes que naît chez la Myxine le canal naso-pharyngien, et il considère comme probable que, même chez le *Petromyzon*, mais seulement après la séparation de la poche endodermique préorale, l'hypophyse s'unit intimement aussi avec cette poche.

Cet orifice du corps dorsalement placé en avant du cerveau et que forme l'hypophyse, **v. Kupffer** le compare à l'orifice buccal ancestral qui fonctionne encore chez les Ascidiens. La bouche des Ascidiens, le « *palæostome* » correspondrait donc à la communication de l'hypophyse des Craniotes avec ce diverticule antérieur du tube digestif qui constitue chez ces derniers la poche endodermique préorale et se sépare du tube digestif pour fournir les cavités céphaliques.

De l'ensemble des faits que nous venons de relater, v. **Kupffer** déduit les conclusions suivantes : 1° les cavités céphaliques des Craniotes représentent des poches branchiales rudimentaires qui ont cessé de fonctionner lorsque l'ancienne bouche, le *palæostome*, s'est perdue; 2° les deux diverticules endodermiques décrits par **Hatschek** chez l'embryon d'Amphioxus sont homologues aux cavités céphaliques préorales de l'Ammocète et de l'Esturgeon, et constituent, comme l'a soutenu **Hatschek**, des poches branchiales devenues rudimentaires; 3° il conviendrait de rechercher de plus près comment se fait chez l'Amphioxus le débouché à l'extérieur du diverticule endodermique gauche décrit par **Hatschek** (fossette préorale) et si l'ectoderme ne joue pas un rôle important dans sa constitution. Mais, quoi qu'il en soit, cet orifice externe de la fossette préorale doit être comparé à l'hypophyse des Vertébrés; 4° l'orifice buccal larvaire de l'Amphioxus n'est pas homologue à la bouche des Tuniciers, mais constitue, comme la bouche des Craniotes et plus spécialement comme celle du *Petromyzon* et de l'*Acipenser*, une nouvelle acquisition, ventrale par rapport au palæostome.

Nous nous croyons autorisé à déduire de la comparaison entre les résultats de nos observations chez l'Amphioxus et ceux acquis par l'étude des Craniotes un certain nombre de rapprochements; ce sont ces conclusions qu'il nous reste à faire connaître.

Nous nous aiderons à cet effet des figures schématiques ci-contre, résumant les points principaux du développement des organes buccaux d'une part chez l'Amphioxus (fig. 5^a à 5^d) et d'autre part chez l'Ammocète (fig. 6^a à 6^d).

1° *La cavité du rostre de l'Amphioxus*, cavité qui se comble et s'atrophie ultérieurement, *est l'homologue de la poche endodermique préorale de l'embryon du Petromyzon et de l'Acipenser sturio.* (Comparer fig. 5^a et 6^a, 5^b et 6^b, *Cc*.)

Chez l'Amphioxus, elle naît non pas aux dépens d'un diverticule antérieur droit de l'archenteron, comme l'admet **Hatschek**, mais aux dépens de toute l'extrémité antérieure de l'archenteron, dont elle se détache par étranglement. Contrairement à ce qui se

produit chez les Craniotes, elle n'émet jamais les deux diverticules latéraux qui chez les Vertébrés deviennent les cavités céphaliques préorales.

Ces dernières formations sont propres aux Craniotes, et sont sans doute en relation avec le développement pris chez eux par les somites céphaliques et par la partie antérieure du cerveau et de la tête.

2° Si l'on fait abstraction de sa position latérale gauche et de sa direction oblique en arrière et en bas chez l'Amphioxus, ce qui modifie légèrement les rapports de ses diverses parties constitutives, *dans son ensemble*, *l'ébauche des organes buccaux larvaires* (notre *plaque ectodermique gauche primitive*) *des Céphalochordés est*, *d'une façon générale*, *l'homologue de l'ensemble de cette plaque ectodermique ventrale et impaire qui chez les Craniotes donne naissance à la fois à la fosse olfactivo-hypophysaire et au stomodœum.* (Comparer fig. 5^a et 6^a, *P.e.*1^{ve}.)

Chez les Craniotes, la fosse olfactivo-hypophysaire est, pour ainsi dire dès le début de son développement, nettement séparée du diverticule stomodœal, parce que ce dernier seul est destiné à constituer la portion ectodermique de la cavité buccale. (Voir fig. 6^c et 6^d : la fosse olfactivo-hypophysaire, $N + Hy$, est nettement séparée du stomodœum *St.*) Chez l'Amphioxus, au contraire, tout l'ensemble de l'ébauche primitive intervient dans la constitution de la cavité buccale définitive. (Voir fig. 5^c et 5^d.) On peut donc supposer que la fosse olfactivo-hypophysaire de l'embryon du *Petromyzon* et de l'*Acipenser* faisait primitivement partie de la cavité buccale, et ne s'en est séparée que secondairement dans le cours du développement phylogénique des Craniotes. C'est probablement là qu'il faut chercher la raison de ce fait en apparence si difficile à expliquer, que chez certains Craniotes (*Petromyzon*, *Acipenser*) la poche de Rathke se forme aux dépens de la même ébauche que la fosse olfactive, tandis que chez les autres Craniotes elle se forme aux dépens du stomodœum.

3° Chez l'embryon de l'Amphioxus, il existe des relations si intimes entre la fosse olfactivo-hypophysaire et l'invagination stomodœale, que dès le début du développement la fosse olfac-

tivo-hypophysaire forme avec la portion antérieure du stomo-

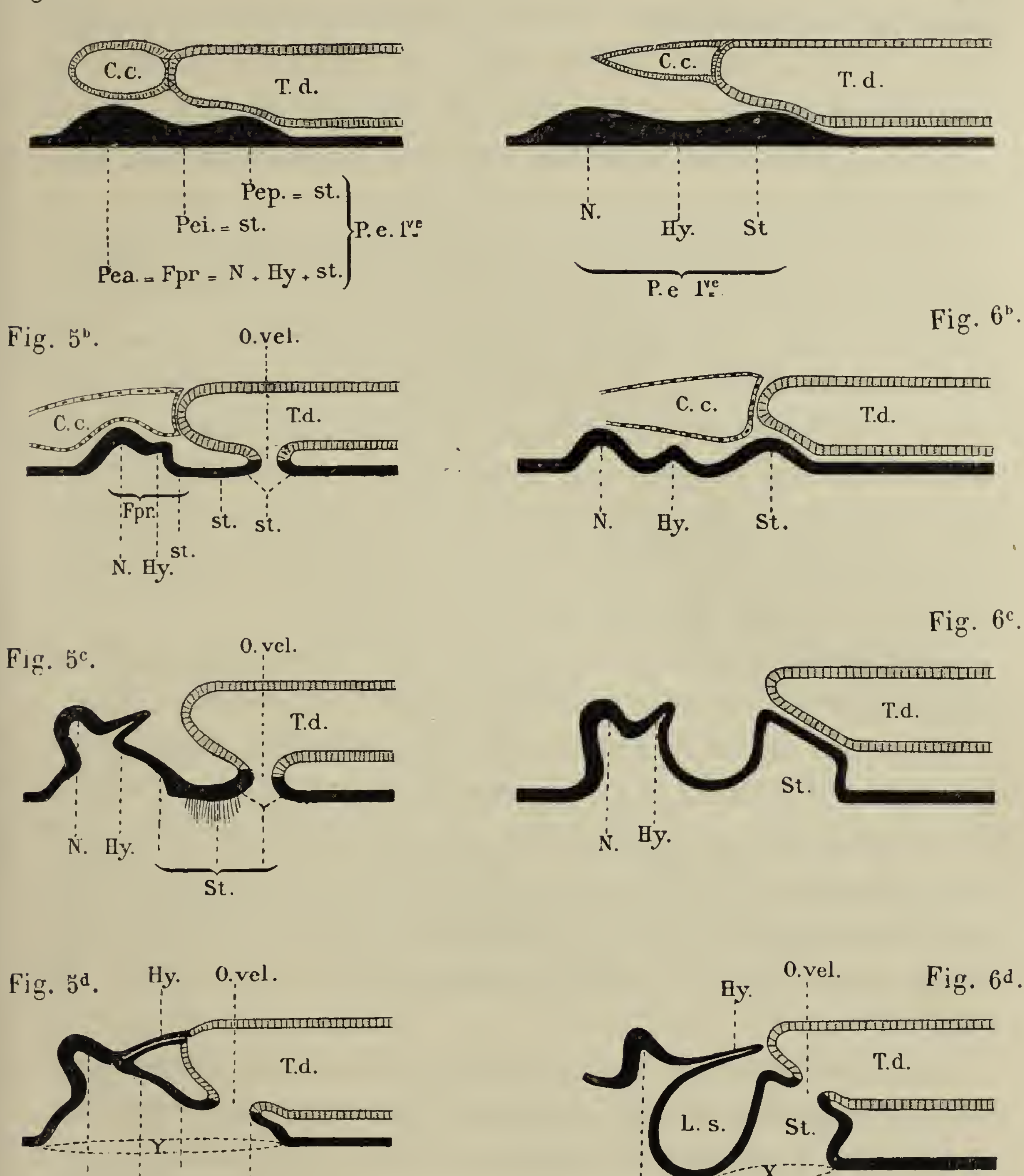


Fig. 5a à 5d : quatre stades successifs du développement des organes buccaux de l'Amphioxus. (Figures schématiques.)
Fig. 6a à 6d : les quatre stades correspondants du développement des organes buccaux de l'Ammocète. (Figures schématiques.)

C. c, Cavité du rostre de l'Amphioxus, poche endodermique préorale de l'Ammocète; *Fpr*, Fossette préorale de l'Amphioxus, équivaut à la fosse olfactivo-hypophysaire ($N + Hy$) de l'Ammocète plus une portion stomodœale (*st*); *Hy*, Hypophyse (prétendu « Nephridium » de l'Amphioxus); *N*, Fossette olfactive (fossette de Hatschek de l'Amphioxus); *Ls*, Lèvre supérieure de la cavité buccale de l'Ammocète; *O. vel*, Orifice du velum de l'Ammocète; orifice buccal larvaire, puis, après réduction, orifice du velum de l'Amphioxus; *Pe. 1re*, Plaque ectodermique gauche primitive; *Pe*, Portion antérieure de la plaque ectodermique gauche; *Pei*, portion moyenne, et *Pep*, portion postérieure de cette même plaque; *St*, stomodœum dans son ensemble; *st*, portion du stomodœum; *Td*, Tube digestif; *X*, fente buccale définitive de l'Ammocète; *Y*, fente buccale définitive de l'Amphioxus.

dœum une seule et même dépression, qui est la *fossette préorale* des auteurs. (Voir fig. 5[b] : $Fpr = N + Hy + st.$) Nous avons vu en effet que chez l'embryon de l'Amphioxus la partie antérieure épaissie de la plaque ectodermique se transforme d'abord en une fossette unique, la fossette préorale, qui s'ouvre à l'extérieur et qui secondairement se subdivise en deux parties, séparées au début par un repli de l'endoderme.

L'une de ces parties, antéro-supérieure par rapport à l'autre, donne naissance : en avant et à droite à un court diverticule, la *fossette de Hatschek*, qui se dirige en avant; en arrière et à gauche, à un diverticule plus étroit et plus allongé, le « *Nephridium* » de **Hatschek**, qui se dirige en arrière. Ces deux organes, qui s'abouchent dans une cavité commune et qui affectent l'un avec l'autre les connexions les plus étroites, nous les considérons comme les homologues respectifs de la *fosse olfactive* et de la *poche de Rathke* (hypophyse) des Craniotes.

Leur cavité commune correspond à la fosse olfactivo-hypophysaire de l'Ammocète et de l'embryon d'*Acipenser*.

Mais cette cavité commune à la fosse olfactive (fossette sensorielle de Hatschek) et à l'hypophyse (nephridium) est encore, chez l'Amphioxus, largement en communication avec la cavité de la partie postéro-inférieure de la fossette préorale, partie que nous avons appelée portion stomodœale de la fossette préorale, et qui représente la portion antérieure du stomodœum des Craniotes.

Pour nous donc, *la fossette préorale larvaire de l'Amphioxus est l'homologue à la fois de la fosse olfactivo-hypophysaire de l'Ammocète et de l'embryon d'Acipenser, et de la partie antérieure du stomodœum de ces Craniotes.* (Comparer fig. 5[c], où la fossette préorale larvaire se montre composée de $N + Hy + st$, avec fig. 6[c], où la fosse olfactivo-hypophysaire ne comprend que $N + Hy$.)

4° Chez l'Amphioxus, ce n'est qu'au début de la période de métamorphose de la larve, que le stomodœum se complète par adjonction d'une invagination de l'ectoderme, qui représente la partie antérieure de notre plaque intermédiaire. Cette nouvelle portion, postérieure, du stomodœum est d'abord séparée par un

repli épithélial bien net d'avec la portion antérieure, bien que toutes deux s'ouvrent dans une cavité commune, résultant de l'extension en arrière de la fossette préorale larvaire. Il est possible que cette nouvelle portion du stomodœum corresponde à ce diverticule postéro-inférieur que nous montre le stomodœum de l'embryon du *Petromyzon*, d'après les figures de **Dohrn**, **Shipley** et **v. Kupffer**.

Plus tard, chez l'Amphioxus, ces deux portions du stomodœum se confondent en une formation unique et commune avec la cavité de la fossette de Hatschek.

5° *La fossette sensorielle de Hatschek est bien l'homologue de la fossette olfactive des Craniotes.*

Elle est d'origine ectodermique et constitue une dépression antérieure de la fosse olfactivo-hypophysaire. (Comparer fig. 5^{a-d} et 6^{a-d}, *N.*) Toutefois, grâce à la situation asymétrique de la fossette préorale larvaire, et grâce à l'extension prise d'arrière en avant par la corde dorsale, la fossette sensorielle de Hatschek n'est pas, comme la fossette olfactive de Craniotes, antérieure, médiane et appliquée contre l'extrémité antérieure du myélencéphale, mais elle reste déviée à la droite du plan médian, et ne se trouve plus en relation directe avec le myélencéphale.

6° C'est à cette même circonstance que nous attribuons le fait que le prétendu néphridium, qui procède de la même ébauche que la fossette sensorielle de Hatschek, se trouve reporté latéralement (vers le côté gauche, cette fois) et n'est plus en relation avec le plancher du cerveau.

D'après nous, *le prétendu nephridium de l'Amphioxus est bien l'homologue de la poche de Rathke des Craniotes*. Cet organe n'est ni mésodermique, comme **Hatschek** l'a avancé sans le démontrer, ni endodermique, comme le veut **van Wijhe** qui le considère comme un diverticule antérieur du pharynx. C'est un cul-de-sac de la fosse olfactivo-hypophysaire, dirigé d'avant en arrière, et ectodermique tout comme chez le *Petromyzon* et l'embryon d'*Acipenser*. (Comparer fig. 5^{a-d} et 6^{a-d}, *Hy.*) Contrairement à ce qui se passe chez le *Petromyzon*, et conformément à ce qui existe chez les autres Craniotes, son extrémité antérieure s'étrangle chez l'Amphioxus, et se sépare de son point

de formation, avec lequel cependant elle reste intimement soudée pendant toute la vie (fig. 5[d], *Hy*). Conformément à ce qui a lieu transitoirement chez l'embryon d'*Acipenser*, et vraisemblablement aussi d'une façon permanente chez les Myxinoïdes, chez l'Amphioxus, dès le début du développement, l'hypophyse par son extrémité postérieure s'abouche dans la cavité pharyngienne, à la voûte de cette dernière, immédiatement en arrière de velum (fig. 5[d]).

Nous avons vu que d'après **v. Kupffer**, ce débouché postérieur ou pharyngien ne s'établirait pas en réalité chez l'embryon de l'Acipenser, ni probablement chez les Myxinoïdes, à la voûte du pharynx proprement dit, mais plutôt à la voûte de cette portion antérieure du tube digestif qui se sépare de ce dernier par étranglement pour donner naissance aux cavités céphaliques. Nous ne pensons pas que **v. Kupffer** ait fourni la preuve de cette assertion en ce qui concerne l'Esturgeon. Pour ce qui regarde les Myxinoïdes, sur le développement desquels nous ne possédons que les rares observations récentes de **Price** (27), la preuve de l'allégation de **v. Kupffer** relativement à la signification de l'orifice pharyngien du canal naso-pharyngien n'est nullement établie avec certitude.

Quoi qu'il en soit, chez l'Amphioxus l'hypophyse ne débouche certainement pas par son extrémité postérieure, dans la cavité du rostre, que nous devons considérer comme l'homologue de la poche endodermique préorale de l'embryon du *Petromyzon* et de l'*Acipenser*; elle débouche en réalité à la voûte du pharynx définitif, en arrière du velum. Or, il résulte des observations de **Dohrn** que chez le *Petromyzon* l'extrémité postérieure en cul-de-sac du canal hypophysaire, c'est-à-dire du cul-de-sac nasal, se trouve bien réellement accolée à la voûte du pharynx en arrière du velum. Il nous paraît vraisemblable que cette disposition correspond bien à celle que l'on trouve réalisée chez l'Amphioxus, abstraction faite de la perforation de l'orifice pharyngien qui ne s'effectue plus chez le *Petromyzon*. A moins d'admettre que le cul-de-sac nasal du *Petromyzon* n'est pas entièrement homologue au canal naso-pharyngien des Myxinoïdes, ce que nous aurions peine à croire, il nous paraît vrai-

semblable que l'orifice pharyngien de ce canal des Myxinoïdes est l'homologue de l'orifice pharyngien de l'hypophyse de l'Amphioxus.

En ce qui concerne l'orifice pharyngien transitoire du canal hypophysaire de l'embryon d'Acipenser, il ne serait l'homologue, si l'interprétation de v. **Kupffer** est exacte, ni de l'orifice pharyngien du canal naso-pharyngien des Myxinoïdes, ni de l'orifice pharyngien du canal hypophysaire de l'Amphioxus.

7° *Le velum de l'Amphioxus est l'homologue du velum de l'Ammocète et de la membrane pharyngienne de l'embryon des autres Craniotes.*

De part et d'autre, il constitue primitivement une double cloison épithéliale interposée entre le stomodœum et l'extrémité antérieure du pharynx. Lorsque dans la suite du développement le mésoderme s'est interposé entre ces deux couches épithéliales, il donne naissance à un muscle (muscle du velum) qui entoure le bord libre de cette membrane.

Chez le *Petromyzon* comme chez l'Amphioxus, le velum, d'abord très oblique en bas et en arrière, semble se redresser par suite de l'extension prise par le stomodœum. Toutefois, tandis que chez le *Petromyzon* ce septum est dès le début transversal, chez l'Amphioxus il ne prend cette position qu'à la fin de la période de métamorphose; précédemment, en raison de la position latérale gauche des organes buccaux larvaires et de la situation latérale droite du cul-de-sac préoral du pharynx, le velum ou son ébauche constitue une cloison verticale, obliquement dirigée en bas en arrière et à gauche. Sa future voûte ou portion médiane est, par le fait, située à droite, et son grand axe est vertical, tandis que plus tard il devient transversal.

Lorsque pendant la période larvaire du développement et tout au début de la période de métamorphose, le stomodœum, peu développé, n'est encore représenté que par la portion stomodœale de la fossette préorale, la partie médiane du velum chez l'Amphioxus est plus développée dans le sens antéro-postérieur. Mais ultérieurement, pendant la métamorphose, lorsque le stomodœum s'accroît de toute la portion antérieure ou stomodœale de la plaque intermédiaire, en même temps que cette dernière

plaque se réduit dans le sens antéro-postérieur, la partie médiane du velum, tout en restant verticalement placée, se rétrécit dans le sens antéro-postérieur (cf. les fig. XII et XIII). Il est possible qu'il se produise alors un déplacement vers la droite de ce qui était précédemment l'extrémité antérieure de l'organe, bien que nous n'ayons pu constater ce fait d'une façon certaine; ce déplacement, s'il est réel, nous permettrait de nous expliquer plus ou moins comment il se fait que chez l'adulte, d'après les observations de **van Wijhe**, les nerfs qui fournissent à la moitié droite du velum sont plus antérieurs que ceux qui fournissent à sa moitié gauche.

Que les nerfs du velum et de la bouche procèdent tous de nerfs spinaux dorsaux du côté gauche, cela s'explique aisément par le fait que chez l'Amphioxus le velum est une formation gauche, tout comme les autres organes buccaux larvaires. Mais comme il nous paraît très vraisemblable que la situation latérale gauche des organes buccaux larvaires de l'Amphioxus n'est nullement primordiale, mais a été secondairement acquise, ainsi que tendent à le prouver toutes les homologies que nous pouvons établir entre ces organes et ceux des Craniotes, nous ne pouvons admettre avec **van Wijhe** que la cavité buccale (y compris le velum) de l'Amphioxus soit non seulement chez l'embryon, mais aussi chez l'adulte, un organe primitivement gauche correspondant à l'évent gauche des Sélaciens, et par conséquent nullement homologue à la bouche symétrique des Craniotes. Cette manière de voir est en opposition formelle avec toutes les homologies que nos observations permettent d'établir entre les organes buccaux de l'Amphioxus et ceux des Craniotes.

8° *L'orifice du velum de l'Amphioxus est l'homologue de l'orifice du velum du Petromyzon.* — De part et d'autre, il établit une communication entre la cavité buccale (ectodermique) et le pharynx; de part et d'autre, il est le résultat de la soudure de l'extrémité postérieure de l'ébauche des organes buccaux avec l'épithélium du plancher du pharynx (comparer fig. 5 et 6, *O. vel*). Ce qui est particulier à l'Amphioxus, c'est que cette soudure suivie de perforation s'effectue à un stade très reculé du développement (fig. 5[b]), à un moment où non seulement le stomo-

dœum n'a pas atteint toute l'extension qu'il prendra plus tard, à la fin de la vie larvaire, mais où la portion stomodœale de la fossette préorale n'est pas encore distincte de la fossette olfactivo-hypophysaire. Ce n'est que tardivement, lorsque la partie médiane du velum s'est redressée, et que le stomodœum s'est complété, que l'homologie de l'orifice buccal larvaire de l'Amphioxus avec l'orifice du velum du *Petromyzon* apparaît évidente. Nous devons cependant ajouter que, contrairement aux observations de Willey, ce n'est pas l'orifice buccal tout entier, si étendu chez la larve, qui devient l'orifice du velum de l'Amphioxus adulte, et que cet orifice buccal larvaire n'est donc nullement dans son entièreté l'homologue de l'orifice du velum du *Petromyzon*. Pendant la métamorphose, d'après nos observations, la fente buccale de la larve se ferme progressivement d'arrière en avant dans toute sa partie postérieure, par suite de la soudure de ses lèvres, et l'orifice du velum de l'adulte n'en représente que la partie antérieure, la seule partie d'ailleurs dont les lèvres entrent dans la constitution du velum.

Ce n'est que quand cette soudure des lèvres de la partie postérieure de l'orifice buccal larvaire a atteint les limites postérieures des deux futures parties latérales du velum, qu'elle s'arrête; en même temps, le velum qui jusque-là affectait la forme d'un fer à cheval ouvert en arrière, se transforme en un anneau par suite de l'union sur la ligne médio-ventrale future des extrémités postérieures de ses deux parties latérales.

S'il est vrai que l'orifice du velum de l'Amphioxus est bien l'homologue de l'orifice du velum du *Petromyzon*, il n'est nullement vrai qu'il représente toute la fente buccale larvaire : il n'en représente que la partie antérieure, la partie postérieure de cette fente se fermant secondairement d'arrière en avant par soudure de ses lèvres.

Le plancher de la cavité buccale définitive, pendant la période d'adolescence, progresse un peu d'arrière en avant, de telle sorte que la commissure postéro-inférieure de la fente buccale définitive se trouve chez l'adulte reportée en avant de la commissure postéro-inférieure du velum.

9° La cavité buccale définitive de l'Amphioxus se forme par

suite du développement de haut en bas des deux bords de la plaque ectodermique gauche, dans toute son étendue, tandis que la cavité buccale du *Petromyzon* ne se forme que par extension de haut en bas des deux lèvres du stomodœum, et par le développement de la lèvre supérieure, saillie interposée entre le stomodœum et la fosse olfactivo-hypophysaire.

Il en résulte : 1° que *tandis que chez l'Amphioxus la fosse olfactive (fossette sensorielle de Hatschek) et virtuellement l'hypophyse (prétendu nephridium) font partie de la cavité buccale définitive, chez le Petromyzon ces deux organes sont reportés dorsalement, en dehors de la cavité buccale*; 2° que, *par conséquent, la cavité buccale du Petromyzon n'est pas homologue à la cavité buccale définitive de l'Amphioxus tout entière; cette dernière correspond à la fois au stomodœum et à la fossette olfactivo-hypophysaire du Petromyzon.* Comparer fig. 5^d et 6^d ; la fente buccale définitive de l'Amphioxus, *Y*, conduit dans une cavité buccale définitive qui comprend à la fois fosse olfactivo-hypophysaire, $N + Hy$, et stomodœum, *St.* La fente buccale définitive de l'Ammocète, *X*, conduit dans une cavité buccale définitive formée exclusivement aux dépens du stomodœum, *St.*

10° La *fossette de Kölliker* de l'Amphioxus représente à la vérité la partie de l'ectoderme qui correspond chez l'embryon des Craniotes au neuropore. Mais elle n'est nullement, comme le prétendent **Hatschek** (6) et **Willey** (10), l'homologue de l'hypophyse des Craniotes. Cette dernière, comme nous l'avons établi, trouve son homologue dans le prétendu « nephridium » de Hatschek.

APPENDICE

Toutes les larves employées pour la présente étude ont été débitées en coupes de $0^{mm},01$ d'épaisseur à l'aide du microtome. L'instrument qui nous a servi à cet effet présentait une précision suffisante pour que, une larve ayant été, avant d'être coupée, dessinée entière à la chambre claire sous un grossissement connu, et ainsi mesurée exactement, on obtînt ensuite

exactement le nombre de coupes auquel la mensuration permettait de s'attendre. Ainsi, pour donner un exemple, un animal long de 9^{mm},36 fournissait 936, 935 ou tout au moins 934 coupes. Cette approximation est suffisante pour qu'on puisse conclure du numéro de la coupe intéressant un organe donné, à la distance exacte qui sépare cet organe de l'extrémité antérieure du corps ou d'un autre organe : tout le calcul se réduit à compter des coupes, dont chacune vaut 0^{mm},01.

Ainsi, par exemple, si la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire est intéressée par la quatorzième coupe de la série, et sa commissure postérieure par la vingt-cinquième coupe, nous pouvons immédiatement conclure que l'orifice buccal larvaire s'étend sur une longueur de 12 coupes ou 0^{mm},12.

Ce procédé indirect, que m'a enseigné M. le Professeur **Ch. Julin**, nous permet d'acquérir des données très nettes sur les modifications que subissent dans leurs rapports topographiques les différents organes de la larve au cours de son développement (en tenant compte, bien entendu, de l'accroissement en longueur de cette dernière), et d'établir en même temps aux dépens de quelle région du corps se fait cet accroissement.

Nous réunissons dans le tableau ci-après le résultat des mensurations effectuées sur une série de vingt larves prises à différents stades de leur évolution.

La première colonne verticale du tableau donne la série des organes qui nous intéressent.

Chacune des vingt colonnes suivantes indique la position topographique de ces mêmes organes chez l'animal dont le stade est désigné en tête de la colonne. Cette position est, ainsi qu'on peut le remarquer, déterminée par trois chiffres : le premier donne le nombre de coupes (c'est-à-dire la distance en centièmes de millimètre) entre l'organe et l'extrémité du rostre; le deuxième donne cette distance par rapport à la tache oculiforme, le troisième par rapport à l'extrémité antérieure de la fossette de Hatschek.

Voir pour l'index bibliographique, t. I, p. 538.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	V…
Longueur totale	1^{mm}	$1,5^{mm}$.	2^{mm}.	$1,5^{mm}$.	$1,75^{mm}$.	$2,25^{mm}$.	$2,25^{mm}$.	2…
Nombre de fentes branchiales	1 fente br. primaire.	3 fentes br. primaires ; rudiment d'une 4e.	5 fentes br. primaires ; rudiment d'une 6e.	6 fentes br. primaires.	6 fentes br. primaires.	6 fentes br. primaires ; rudiment d'une 7e.	7 fentes br. primaires.	7 fen… pri… r…d… d'u…
	(1)	(2)						
Extrémité antérieure du rostre	1	1	1	1	1	1	1	1
Tache oculiforme	3 1	3 1	7 1	7 1	11 1	8 1	8 1	9
Extrémité antérieure de la lèvre gauche								
Extrémité antérieure de la fossette préorale	8 6	8 6	12 6	13 7	16 6	13 6	13 6	12
Extrémité antérieure de la fossette de Hatschek		9 7 1	15 9 1	15 9 1	18 8 1	15 8 1	16 9 1	15
Orifice antérieur du nephridium		11 9 3	16 10 2	16 10 1	19 9 2	16 9 2	17 10 2	16
Orifice postérieur ou extrémité postérieure du nephridium		14 12 6	20 14 4	21 15 7	26 16 9	25 18 11	24 17 9	23 1…
Commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire ou du velum	14 12	14 12 6	22 16 8	21 15 7	24 14 7	22 15 8	19 12 4	21 …
Diamètre antéro-postérieur de l'orifice buccal larvaire	**3**	**12**	**17**	**22**	**23**	**23**	**28**	**33**
Commissure postérieure de l'orifice buccal larvaire ou du velum	16 14	25 23 17	38 32 24	42 36 28	46 36 29	44 37 30	46 39 31	53 …
Limite antérieure de la première fente branchiale primaire	20 18	20 18 12	26 20 12	29 23 14	31 21 14	27 20 13	28 21 13	29 2…
Premier orifice branchial primaire		21 19 13	32 26 18	31 25 17	33 23 16	29 22 15	31 24 26	33 2…

(1) Les coupes nos 8 à 22 de cette larve ont fourni nos figures VI^{1} à VI^{15}.
(2) — nos 11 à 17 — IX^{1} à IX^{7}.
(3) Plusieurs coupes ont été perdues dans la région de la tache oculiforme de cette larve, qui a fourni nos figures … à XI^{11}.

X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX
3mm.	3mm.	3,5mm.	3,5mm.	3,6mm.	3,65mm.	3,6mm.	3,8mm.	3,5mm.	4mm.	4mm.
9 fentes br. : 1re, 8e, et 9e indivises, 2e à 7e divisées.	STADES DE SUBDIVISION DES FENTES BRANCHIALES						FENTES BRANCHIALES RECTILIGNES			
	(3)	(4)		(5)	(6)	(7)				
1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
12 1		12 1	12 1	16 1	15 1	12 1	12 1	14 1	12 1	12 1
		18 7	19 8	23 8	20 6	18 7	20 9	18 5	17 6	18 7
20 9		20 9	19 8	25 10	26 12	26 15	26 15			28 17
22 11 1	1	23 12 1	22 11 1	30 15 1	29 15 1	30 19 1	29 18 1	34 21 1	31 20 1	31 20 1
23 12 2	4	23 12 1	23 12 2	29 14 0	26 12 3	?				28 17 3
31 20 10	11	29 18 7	32 21 11	39 24 11	39 25 11	37 26 8				46 35 16
31 20 10	8	32 21 10	32 21 11	39 24 10	39 25 11	38 27 9	37 26 9	44 31 11	46 35 16	47 36 17
↕ 25	↕ 26	↕ 21	↕ 21	↕ 8	↕ 4	↕ 6	↕ 8	↕ 6	↕ 2	↕ 6
55 44 34	33	52 41 30	52 41 31	46 31 17	42 28 14	43 32 14	44 33 16	49 36 16	47 36 17	52 41 22
38 27 17	13	39 28 17	38 27 17	48 33 19	46 32 18	46 35 17				53 42 23
42 31 21	19	43 32 21	40 29 19	51 36 22	50 36 22	48 37 19	52 41 24	57 44 24	56 45 26	57 46 29

…oupes nos 23 à 31 de cette larve ont fourni nos figures XII^{1} à XII^{9}
nos 31 à 40 — XIII^{1} à XIII^{10}.
nos 33 à 40 — XIV^{1} à XIV^{8}.
…oupes nos 31, 33, 35, 36, 37, 38, 39 et 42 de cette larve ont fourni nos figures XV^{1} à XV^{8}.

Explication des figures des planches I et II.

Voir pour la signification des abréviations générales, t. I, p. 538.

Les figures XI^{1} à XI^{11} représentent respectivement une série de coupes transversales successives pratiquées d'avant en arrière dans la région buccale d'une larve dont la longueur totale était de 3 millimètres. — Figures dessinées au grossissement de 600 diamètres, réduites par la photographie au grossissement de 330. — Liquide de Flemming, safranine.

Le « Nephridium » (hypophyse) perd son débouché dans la fossette de Hatschek; l'orifice de communication, en voie d'étranglement et très réduit, est encore visible figure XI^{4} *nh*. Le repli entre la fossette de Hatschek et la portion stomodœale de la fossette préorale est devenu plus saillant. L'aorte gauche (*ag*), très nette, court au-dessus de l'hypophyse. La plaque ectodermique intermédiaire (*pei*) constitue encore une simple bande plane et superficielle d'épithélium cylindrique simple (fig. XI^{3} à XI^{7}).

Les figures XII^{1} à XII^{9} représentent respectivement les 23e à 31e coupes transversales successives pratiquées d'avant en arrière dans une larve d'une longueur totale de 3^{mm},5. — Figures dessinées au grossissement de 500 diamètres, réduites par la photographie au grossissement de 280. — Liquide de Perenyi, carmin aluné.

L'orifice de débouché du nephridium dans la fossette de Hatschek a disparu; il n'en persiste plus qu'une trace (fig. XII^{2}).

Stade du début de la métamorphose : commencement de la formation de la *cavité buccale définitive*; *velum*. Le bord supérieur de la plaque ectodermique gauche tout entière (lèvre supérieure de la fossette préorale, bord supérieur de la plaque intermédiaire et lèvre supérieure de l'orifice buccal larvaire) s'est accru de haut en bas pour constituer la future lèvre gauche (*lg*) de la cavité buccale définitive. Cette dernière est actuellement représentée par une gouttière, la *gouttière buccale* (*gb*), qui se continue en avant dans la cavité des organes dérivés de la fossette préorale (fossette de Hatschek *fH*, et portion stomodœale de la fossette préorale *stp*, fig. XII^{1} et XII^{2}), et au fond de laquelle s'ouvre à son extrémité postérieure (fig. XII^{9}) l'orifice buccal larvaire (*obl*) constituant maintenant l'*orifice pharyngien* de la cavité buccale.

La portion médiane du velum (*cv*) est actuellement représentée par la cloison verticale et antéro-postérieure interposée entre le cul-de-sac préoral du pharynx à droite, et la partie moyenne de la gouttière buccale à gauche. Ses parties latérales (*cvg*, *cvd*) sont représentées par l'épaisseur des lèvres de l'orifice buccal larvaire. Le velum est donc actuellement un septum formé : à droite, par l'épithélium pharyngien (endodermique), à gauche, par l'épithélium de la gouttière buccale (ectodermique), et entre ces deux épithéliums par une partie du splanchnocèle (cavité du velum, *cv*, *cvd*, *cvg*), dont la paroi somatopleurale a donné naissance déjà précédemment au muscle du velum (*mv*).

Les figures XIII^1 à XIII^5 (Pl. I) et XIII^6 à XIII^{10} (Pl. II) représentent respectivement les 31e à 40e coupes tranversales successives pratiquées d'avant en arrière dans une larve dont la longueur totale était de 3^{mm},6. — Figures dessinées au grossissement de 400 diamètres, réduites par la photographie au grossissement de 220. — Sublimé acétique, carmin boracique.

Stade de la métamorphose, un peu plus avancé que le stade précédent. Suite de la formation de la cavité buccale et du velum.

Apparition de l'ébauche de la lèvre droite de la cavité buccale définitive (*ld*) ; elle se développe, comme l'avait fait la lèvre gauche (*lg*) au stade précédent, aux dépens du bord inférieur de la plaque ectodermique gauche primitive tout entière. Il en résulte l'approfondissement considérable de la gouttière buccale (*gb*), approfondissement marqué surtout dans l'étendue de l'orifice buccal larvaire (*obl*) : à ce niveau, la lèvre droite (*ld*) forme une forte saillie en dessous de la lèvre inférieure de l'orifice pharyngien (cf. fig. XII^9 et fig. XIII^7 à XIII^{10}). Dans l'épaisseur de cette lèvre droite apparaissent les premiers rudiments des éléments squelettiques de l'anneau buccal (*sqb*) ; ils naissent de la partie épaissie du mésoderme que l'on voyait déjà au stade précédent (fig. XII^8 et XII^9) dans l'épaisseur de la lèvre inférieure de l'orifice buccal larvaire.

La cavité du velum, dans l'étendue de sa future portion droite (fig. XIII^7 à XIII^{10} *cvd*), se continue avec le splanchnocèle de la lèvre droite de la cavité buccale définitive. La cavité de la portion médiane du velum (*cv*) qui, aux stades précédents, ne s'étendait en avant que jusqu'à la limite antérieure du cul-de-sac antérieur du pharynx et de la plaque intermédiaire, envoie plus en avant un cul-de-sac interposé entre la corde dorsale (*c*), l'aorte gauche (*ag*) et le nephridium (*nh*) d'une part, et la voûte de la fossette préorale d'autre part (*stp*), jusqu'à la limite postérieure de la fossette de Hatschek (voir fig. XIII^2 à XIII^5).

Les figures XIV^1 à XIV^8 représentent respectivement les 33e à 40e coupes transversales successives pratiquées d'avant en arrière dans une larve dont la longueur totale était de 3^{mm},65. — Grossissement : 400 diamètres, figures réduites par la photographie au grossissement de 220. — Sublimé acétique, carmin boracique.

Stade de la métamorphose, plus avancé que le stade précédent.

La gouttière buccale a pris, par suite du développement de ses lèvres droite et gauche (*ld* et *lg*), une grande extension, et est devenue *cavité buccale définitive* (*cbd*). La *fente buccale définitive* (*fbd*) ne regarde plus directement à gauche, mais à gauche et en bas.

Les figures XV^1 à XV^8 représentent respectivement les 31e, 33e, 35e, 36e, 37e, 38e, 39e et 42e coupes transversales pratiquées en série d'avant en arrière dans une larve dont la longueur totale était de 3^{mm},6. — Grossissement : 400 diamètres, réduit par la photographie à 220. — Sublimé acétique, carmin boracique.

Stade de la fin de la métamorphose ; la cavité buccale présente très sensiblement la même constitution que chez l'adulte. Voir le texte.

Liège, 1er juillet 1897.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LE MÉCANISME

DE LA CICATRISATION DES PLAIES DE LA CORNÉE

Par L. RANVIER

Planches III et IV.

Les faits exposés dans ce mémoire ont déjà été communiqués à l'Académie des sciences en 1897 et 1898. Nous y ajoutons des figures qui sont nécessaires à l'intelligence du texte.

Une théorie nouvelle sur la cicatrisation et le rôle de l'épithélium antérieur de la cornée dans la guérison des plaies de cette membrane.

Dans une communication antérieure [1], m'appuyant sur les phénomènes que j'avais observés dans l'endothélium du péritoine, j'avais été conduit à formuler une théorie nouvelle sur la cicatrisation. Cette théorie a guidé quelques histologistes dans leurs recherches sur l'inflammation, considérée d'une manière générale, et sur l'adhésion des séreuses; je citerai entre autres MM. **Letulle** et **Cornil**. Elle n'a pas toujours été bien comprise, c'est ce qui m'engage à la formuler de nouveau. Ce qui caractérise surtout cette théorie, c'est qu'elle fait concevoir la réunion des plaies, sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir aucune multiplication cellulaire. L'hypertrophie, l'extension et le déplacement des cellules préexistantes suffisent à assurer la

1. De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit dans l'inflammation expérimentale; comment il faut comprendre la guérison des plaies par réunion immédiate, *Comptes rendus de l'Acad. d. Sc.*, t. CXII, p. 842, 1891.

formation d'une cicatrice. Je ne veux pas dire par là que l'on ne puisse observer dans les plaies les phénomènes de la multiplication cellulaire. Ce serait aller contre l'évidence même. Je veux seulement soutenir que cette multiplication, quand elle se produit, n'est point indispensable, ou plutôt qu'elle n'a qu'une valeur secondaire.

Lorsque, après avoir coupé un nerf, j'en suis pas à pas la régénération, j'observe que les cylindres-axes du segment central bourgeonnent et végètent, jusqu'à reconstituer dans son entier le nerf dont le segment périphérique a d'abord dégénéré sous l'influence de la section. Dans la formation de cette immense cicatrice, il n'y a pas essentiellement de multiplication cellulaire. Le cylindre-axe n'est, en effet, que l'un des prolongements d'une cellule nerveuse multipolaire située dans les centres nerveux, et la formation de nouveaux segments interannulaires, qui constituent autant de cellules, n'est qu'un phénomène accessoire.

On le voit par cet exemple, j'étais bien préparé par mes travaux antérieurs à entreprendre, avec quelque espérance de succès, des recherches sur la cicatrisation. J'ai commencé ces recherches il y a plus d'une année.

La cornée transparente de l'œil est un admirable organe pour les recherches histologiques. On y a fait des découvertes de premier ordre et d'une portée très générale. Certaines de ces découvertes ont été faites sans qu'il ait été nécessaire de soumettre la membrane à l'action d'aucun réactif. J'en rappellerai deux pour appuyer mon dire : celle de la migration des cellules lymphatiques (**Recklinghausen**), celle des nerfs intra-épithéliaux (**Hoyer**). La cornée a, comme on le sait, une constitution fort simple. Il y a lieu d'y distinguer l'épithélium antérieur, une lame conjonctive dépourvue de vaisseaux, et en arrière une seule rangée de cellules endothéliales reposant sur une membrane vitrée, la membrane de Descemet. L'épithélium antérieur est formé de plusieurs couches de cellules épithéliales. Les profondes sont cylindriques, les moyennes cubiques, les superficielles aplaties. Parmi les profondes on en observe toujours quelques-unes qui diffèrent de leurs voisines par certains

caractères; elles se colorent plus vivement par le carmin, l'hématoxyline et la plupart des autres réactifs colorants; elles sont minces, comme comprimées. Ce sont les cellules à pied des auteurs allemands. Cette dénomination n'est pas très bonne, mais elle a été acceptée et je la conserve. Les cellules à pied ne constituent pas une espèce distincte. Plus molles et plus chargées de matériaux nutritifs que celles qui les entourent, parce qu'elles sont en évolution formative, elles se sont laissé comprimer par elles; c'est pour cela qu'elles sont plus minces. La connaissance et l'observation de ces cellules est indispensable pour comprendre ce que je vais dire maintenant du rôle de l'épithélium antérieur de la cornée dans la cicatrisation de cette membrane.

J'ai expérimenté chez le Lapin. Pour inciser la cornée, je me suis servi tantôt d'un couteau à cataracte, tantôt d'un couteau à lame cachée, comme celui que j'avais fait construire jadis pour faire des incisions circulaires de la cornée dans le but d'y suivre le trajet des nerfs [1].

C'est un phénomène bien merveilleux, dont seront surpris tous ceux qui répéteront ces expériences, que la rapidité avec laquelle se guérit une coupure de la cornée. Vingt-quatre heures après l'incision, il s'est formé sur la surface de section un nouveau revêtement épithélial et la membrane n'a rien perdu de sa transparence. Après avoir constaté ce fait remarquable, j'ai fait à son sujet des recherches bibliographiques. L'expérience avait été déjà faite par le professeur **von Wyss** [2] de Zurich. Avant de lire son mémoire, j'avais une opinion sur la cause du phénomène. Cette opinion diffère complètement de la sienne. **Von Wyss** admet que les cellules épithéliales qui remplissent la solution de continuité résultent de la prolifération des cellules anciennes. Je soutiens au contraire qu'elles proviennent du glissement des cellules épithéliales préexistantes et de leur effondrement successif dans la solution de continuité. C'est là une conception si nouvelle, c'est-à-dire à laquelle on est si peu préparé, que je dois l'étayer solidement sur des faits. Ces faits sont

1. Leçon sur la cornée, 1881, p. 398.
2. *Arch. de Virchow*, 1877, t. LXIX, p. 24.

faciles à recueillir. Des expériences fort simples peuvent les produire. Je les dégagerai de tout ce qui me paraît accessoire, afin d'en faire mieux savoir la signification.

Ces expériences consistent à pratiquer sur la cornée d'un Lapin vivant des incisions plus ou moins profondes, plus ou moins nombreuses, plus ou moins rapprochées et d'attendre plus ou moins longtemps avant de sacrifier l'animal pour examiner les cicatrices. Cet examen est fait sur des coupes perpendiculaires à l'incision, faites après durcissement dans la liqueur osmochromoacétique de Flemming et coloration soit par l'hématoxyline, soit par le picrocarmin.

Vingt-quatre heures après que l'on a pratiqué une incision passant par l'axe de la cornée et comprenant à peu près le quart de l'épaisseur de la membrane, on constate que les deux lèvres de l'incision sont écartées et que la petite plaie, qui affecte la forme d'un coin, est entièrement remplie de cellules épithéliales. Ces cellules sont soudées les unes aux autres et celles d'entre elles qui reposent sur les lèvres de la plaie sont également soudées aux lames cornéennes, ou plutôt à la section de ces lames. Si l'incision a été plus profonde, si par exemple elle a compris le tiers ou la moitié de l'épaisseur de la cornée, la solution de continuité n'est pas entièrement comblée. La petite plaie est bien tapissée de cellules épithéliales dans toute son étendue; mais il reste à son niveau un léger vallon. Dans l'un et dans l'autre cas, les phénomènes que je vais décrire maintenant sont à peu près les mêmes; ils sont cependant un peu plus accusés dans le second.

L'ancien revêtement épithélial de la membrane de chaque côté des lèvres de la plaie, bien loin de montrer les signes d'une suractivité nutritive ou formative, comme on avait le droit de s'y attendre d'après les théories régnantes sur l'irrition inflammatoire, est au contraire singulièrement atténué. Il est diminué de hauteur; au lieu de 40 à 50 μ, ce qui est sa hauteur normale, il ne mesure plus que 20 à 25 μ. Sa structure aussi est modifiée; la couche moyenne des cellules cubiques a disparu en partie ou en totalité, et les cellules cylindriques profondes se sont élargies et ont perdu de leur hauteur. On ne voit

pas parmi elles de cellules à pied. A partir du bord de la plaie ces modifications, très accusées d'abord, s'affaiblissent peu à peu. On en retrouve souvent des vestiges à plus d'un millimètre. Je crois qu'elles se poursuivent plus loin encore. Elles ne sont point du tout de nature irritative. J'estimai de suite qu'elles étaient d'ordre mécanique, et voici l'explication qui me vint naturellement à l'esprit. Les cellules profondes de l'épithélium cornéen sont à l'état de tension, comme des billes molles et élastiques comprimées dans un sac. Si l'on fend en un point la paroi du sac, les billes s'en échapperont, cela est évident.

Pour vérifier cette hypothèse, j'ai fait deux sortes d'expériences. Les premières ont consisté à examiner les plaies de la cornée de suite après l'incision et au bout de quelques heures. De suite après, la section de l'épithélium est nette et la solution de continuité ne contient rien ou seulement quelques débris que je crois sans importance. Peut-être d'autres en trouveront plus tard. Cependant ils ne s'y attacheront pas, s'ils veulent examiner, comme je vais le faire, la cornée quatre et six heures après l'incision. Ils verront se dégager de l'épithélium, au niveau de chaque surface de section, un bourgeon épithélial qui s'avance vers le fond de la plaie en rampant, pour ainsi dire, sur ses lèvres. Au fur et à mesure que les cellules épithéliales, par suite de l'écoulement de la masse, arrivent au contact de la section d'une lame cornéenne, elles s'y accolent et s'y fixent au moyen d'une substance gluante qu'elles sécrètent. C'est sans doute la même substance que celle qui les unit entre elles, substance qui, tout en les unissant, leur permet pourtant de se déplacer les unes par rapport aux autres.

Lorsque les deux bourgeons épithéliaux émis sur chacune des lèvres de la plaie, par suite de leur extension, arrivent à se toucher, ils se soudent à l'aide de la même substance, et on ne peut plus distinguer alors les cellules qui ont appartenu à l'un ou à l'autre des bourgeons.

J'arrive à ma dernière expérience. Elle me semble entièrement démonstrative. Pour la faire, j'utilise le couteau double de Valentin. C'est un couteau formé de deux lames parallèles que l'on peut rapprocher ou éloigner à volonté et dont on fait

usage, en histologie, pour faire dans des tissus mous des coupes microscopiques. J'écarte les lames d'un millimètre et je fais du même coup dans la cornée deux incisions parfaitement parallèles. Il est rare, quelque soin qu'on y mette, que ces deux incisions soient également profondes, et même que chacune ait une profondeur égale sur tout son trajet.

Ces inégalités sont elles-mêmes instructives. Je suppose le cas, je l'ai sous les yeux, où une des incisions est profonde et l'autre superficielle. Le revêtement épithélial de la membrane comprise entre elles deux est réduit à deux couches, une profonde formée de cellules cubiques rangées les unes à côté des autres, une superficielle constituée par plusieurs rangées de cellules lamellaires. Les deux couches ont à peine l'épaisseur de 20 μ. Il est clair que la plupart des cellules épithéliales de cette région ont été refoulées et se sont effondrées dans les deux solutions de continuité qui l'avoisinent. Voyons maintenant ce qui s'est passé de l'autre côté des deux incisions. La profonde d'abord : on y constate l'amincissement graduel de l'épithélium, dont j'ai déjà parlé, et les modifications cellulaires qui l'accompagnent. Ces phénomènes sont très accusés, tandis qu'ils sont à peine marqués sur le bord externe de l'incision superficielle. Il a fallu très peu de cellules pour remplir la perte de substance de cette dernière plaie, et elle n'en a pas emprunté assez à l'épithélium avoisinant pour y laisser des traces manifestes. Cette expérience m'a paru entièrement concluante et je crois qu'elle ne laissera aucun doute dans l'esprit de ceux qui voudront bien la répéter.

Une question sera, sans conteste, posée par ceux qui m'ont suivi jusqu'à maintenant. Observe-t-on dans l'épithélium qui comble la plaie et dans celui qui la borde les signes d'une multiplication cellulaire? A cette question je répondrai que je n'y ai jamais observé une figure de karyokinèse ou division indirecte. Reste la division directe. Aujourd'hui, quand on voit en un point beaucoup de cellules qui paraissent nouvelles parce qu'elle sont abondantes et qu'on n'y observe pas de figures karyokinétiques, on se laisse entraîner à penser et même à écrire que ces cellules proviennent des anciennes cellules multipliées

Juin 1898.

par le mécanisme de la division directe. Je pense que souvent on se trompe. Je crois avoir quelque autorité pour le dire, puisque j'ai été le premier à avoir suivi pas à pas tous les phénomènes de ce mode de la multiplication cellulaire. Il ne suffit pas d'observer deux ou un nombre plus considérable de noyaux dans des cellules pour dire que ces cellules sont destinées à se multiplier. Je suis de l'avis de **Flemming** et je pense avec cet auteur, sans cependant généraliser autant que lui, que les cellules à deux noyaux ne sont pas destinées nécessairement à la multiplication par division. Les cellules nerveuses des ganglions sympathiques du Lapin ont deux noyaux; celles de l'épithélium buccal du Cochon d'Inde ont deux noyaux également; cependant elles ne se divisent pas. Je pourrais en donner bien d'autres exemples encore.

Au fond de la plaie de la cornée, au bout de vingt-quatre heures, il y a des cellules qui ont deux ou un nombre plus considérable de noyaux, j'en ai vu jusqu'à six; mais de vraies divisions cellulaires je n'en ai pas observées. Du reste, il y en aurait quelques-unes que cela n'enlèverait rien à la valeur des faits que je viens de signaler.

J'ai laissé de côté avec intention tout ce qui est relatif aux plaies pénétrantes de la cornée. Je n'ai pas parlé non plus des modifications de la lame conjonctive qui surviennent à la suite des incisions superficielles de la membrane. Cela m'aurait entraîné bien au delà des limites que je me suis imposées.

Du rôle physiologique des leucocytes.

On désigne sous le nom de *globules blancs du sang*, *cellules lymphatiques*, *leucocytes*, des éléments cellulaires qui se trouvent dans le sang ou dans la lymphe et qui peuvent en sortir pour cheminer librement au sein des tissus. *Ces éléments appartiennent essentiellement au système vasculaire et, comme tels, doivent concourir à la nutrition des organes*. Cette proposition si simple, si naturelle, n'a cependant pas attiré l'attention. Cela provient, sans doute, de l'observation que l'on a faite de l'une des propriétés les plus surprenantes des leucocytes : mis en présence

de particules solides, ils les prennent et les font pénétrer dans leur intérieur; ils les mangent. Dès lors, on s'est laissé entraîner à penser qu'ils ne faisaient guère que cela. Aussi M. **Metchnikoff** n'a étonné personne lorsqu'il a soutenu que les cellules lymphatiques mangeaient les microbes et les rendaient inoffensifs. Il a cru devoir donner à ces cellules un nom nouveau, il les a appelées *phagocytes*. La phagocytose, c'est-à-dire la propriété qu'ont les cellules d'absorber des parties solides et de se les assimiler, était connue depuis longtemps; il convenait cependant, pour éviter une périphrase et aussi pour en faire ressortir l'importance, de la désigner par un nom spécial. Ce nom est bon; mais celui de phagocyte est mauvais, parce qu'il fait croire qu'il s'applique à des cellules d'une espèce nouvelle, alors qu'il s'agit d'éléments parfaitement connus sous un autre nom. Cette manière de faire engendre l'erreur et la confusion. Cette confusion est d'autant plus regrettable que toutes les cellules, quelles qu'elles soient, peuvent manger; elles mangent même des particules solides dans certaines conditions, comme je l'ai établi depuis longtemps. (Voir mes *Leçons sur le système nerveux.*)

La phagocytose ne saurait donc être attribuée aux seules cellules lymphatiques. Ce n'est pas une propriété qui leur est spéciale. Elles ont d'autres fonctions et des fonctions beaucoup plus importantes, au point de vue physiologique. Lorsque, suivant ces cellules dans leur migration, je les ai vues se fixer, s'accroître, acquérir une forme nouvelle, devenir des clasmatocytes, en un mot, j'ai pensé de suite qu'elles devaient jouer un rôle important dans la nutrition. Je n'ai point abandonné cette idée, et aujourd'hui je viens apporter quelques faits qui semblent la confirmer.

Parmi ces faits, j'en rappellerai d'abord un qui est connu de tous : chaque fois qu'il survient, en un point du corps, de l'irritation, quelle qu'en soit du reste la cause, il y a en ce point un apport de cellules lymphatiques. Des actions même purement physiologiques, comme la sécrétion des glandes, ne sauraient se produire avec une certaine intensité sans qu'il y ait affluence de ces cellules. Il y en a dans la salive contenue dans la bouche. On en observe une notable quantité dans le liquide fourni par

une glande salivaire excitée artificiellement. Tous les physiologistes le savent.

J'en ai dit assez pour me faire comprendre. Je passe maintenant aux faits que j'ai recueillis en expérimentant sur la cornée du Lapin.

J'ai montré plus haut que la plaie résultant d'une coupure superficielle de la cornée est comblée, au bout de vingt-quatre heures, par une masse épithéliale provenant du glissement des cellules du revêtement général de la membrane. Les cellules qui remplissent la perte de substance sont polyédriques et fort irrégulières. Leur forme semble dépendre surtout de la pression qu'elles exercent les unes sur les autres. Cette pression est sans doute considérable, car, si les bords de la plaie présentent des éraillures, ce qui arrive lorsque l'instrument dont on a fait usage ne coupe pas très bien, chacune de ces éraillures est occupée par des cellules épithéliales. Il peut même se faire, dans le cas où des lames cornéennes ont été détachées partiellement, qu'il se produise, sous forme de fusées, des bourgeons épithéliaux semblables à ceux du cancer. Voici une expérience facile à reproduire et qui montre ce phénomène avec la plus grande netteté : dans la région centrale de la cornée, on circonscrit, par quatre incisions superficielles, un parallélogramme ayant à peu près 3 millimètres de côté; puis, au moyen d'une pince, on enlève par arrachement, d'un seul coup, l'épithélium et les lames cornéennes sous-jacentes. On produit ainsi une plaie en surface dont le fond est fortement éraillé. Quarante-huit heures après, l'animal est sacrifié. La cornée détachée est durcie par la liqueur de Flemming. On y fait ensuite des coupes que l'on colore, soit par le picrocarminate d'ammoniaque, soit par l'hématoxyline. On y voit que l'épithélium, à partir des bords de la plaie, en a gagné la surface. Il s'est étendu jusqu'au voisinage de son centre, mais en y laissant dénudée une petite partie qu'il n'a pas encore pu atteindre. Trois faits, parmi ceux que l'on observe dans ces préparations, me paraissent dignes d'attirer l'attention :

1° L'épithélium qui occupe la surface de la plaie présente les signes d'une multiplication cellulaire très active. On y observe,

en effet, un certain nombre de noyaux qui montrent les diverses figures de la multiplication par division indirecte.

2° Des cellules épithéliales ont pénétré en grand nombre dans les lacunes ou éraillures de la surface résultant de l'arrachement des lames cornéennes superficielles. Ces cellules forment, par leur ensemble, des bourgeons diversement enchevêtrés qui rappellent ce que l'on observe dans les cancroïdes.

3° La partie centrale de la plaie, celle qui n'a pas encore été recouverte d'épithélium, montre un nombre considérable de cellules lymphatiques. On croirait voir à ce niveau, dans le stroma de la cornée, un petit nodule purulent.

Les cellules lymphatiques sont beaucoup moins nombreuses dans les régions voisines recouvertes d'épithélium, cependant depuis peu de temps. Il semble que ces cellules aient été refoulées peu à peu et contraintes de s'accumuler dans la région dénudée. Je comprends cependant les choses un peu autrement, et je suis conduit à le faire par des expériences antérieures. J'ai en effet constaté, il y a longtemps déjà (voir mon *Traité technique d'histologie*), que les cellules lymphatiques sont attirées par l'air. On dirait aujourd'hui que l'air a, sur les cellules lymphatiques, une action chimiotactique positive. Quoi qu'il en soit, mes anciennes expériences me semblent expliquer la nouvelle. En effet, si les leucocytes se concentrent dans les parties dénudées de la cornée, c'est que ces parties, n'étant plus protégées par le revêtement épithélial, se trouvent directement au contact de l'air atmosphérique.

Si l'on examine maintenant avec un peu d'attention les cellules lymphatiques, accumulées dans la petite région du stroma de la cornée dépouillée de son épithélium, on remarque que la plupart de ces cellules sont claires, arrondies, limitées par un double contour et contiennent plusieurs petits noyaux. Ce sont là des globules de pus, comme je les ai décrits dans notre *Manuel d'histologie pathologique*. Je les considérais alors comme des cellules lymphatiques mortes ou en voie de destruction. Depuis on a voulu faire des leucocytes polynucléés une espèce à part. Je n'en crois rien, parce que j'ai vu des leucocytes uninucléés se transformer sous mes yeux en leucocytes polynucléés.

Sans rien changer à ce que j'ai soutenu jadis, je crois pouvoir ajouter aujourd'hui que les cellules ainsi modifiées ont abandonné au tissu avec lequel elles sont en contact une partie des substances nutritives qu'elles charriaient.

Dans les plaies les plus simples de la cornée, celles qui résultent, par exemple, d'une seule incision, les cellules migratrices viennent de très bonne heure prendre part à l'action réparatrice. On en voit déjà un certain nombre dans les lèvres de la plaie, au bout de quatre heures. Quelques-unes d'entre elles arrivent jusqu'à la surface des sections, la dépassent même et tombent dans le liquide des larmes. Vingt heures plus tard, il y en a un nombre encore peu considérable. A ce moment, la solution de continuité est remplie de cellules épithéliales qui montrent tous les signes d'une suractivité nutritive. Elles sont grosses, chargées de suc, et leurs noyaux sont volumineux.

Elles ne peuvent accomplir ce travail sans être abondamment nourries. Ce ne sont pas des vaisseaux qui peuvent leur apporter leur nourriture, puisqu'il n'y en a pas dans la cornée; ce ne sont pas non plus les canaux du suc, puisqu'il n'y en a pas davantage. On pourrait invoquer l'imbibition; elle me paraît insuffisante. Il me semble plus simple d'admettre que ce sont les cellules migratrices.

Qu'on les observe dans les lèvres d'une plaie résultant d'une incision ou dans le fond d'une plaie en surface, les cellules lymphatiques montrent toujours les mêmes caractères; elles ont perdu leur chromatine protoplasmique et leurs noyaux sont multiples. Souvent aussi leur protoplasma ayant été entièrement dissous, leurs noyaux sont mis en liberté. Ces noyaux libres sont isolés ou groupés comme on les voit dans les cellules encore entières. Il y en a un nombre très variable et qui semble dépendre de l'intensité de l'inflammation. Pour m'en assurer, j'ai imaginé l'expérience suivante : on a passé en séton, dans les lames superficielles de la cornée, un fil de platine capillaire. Il est survenu de la conjonctivite et il s'est accumulé du muco-pus autour de la partie libre du fil métallique. Deux jours après on a sacrifié l'animal et fait des coupes de la cornée perpendiculaires au trajet du fil. On conçoit que, dans

ces conditions, il se soit fait une grande infiltration de cellules lymphatiques dans le stroma de la cornée au voisinage du fil. Là où elles étaient en très grand nombre, serrées les unes auprès des autres, elles paraissaient mortes, et le picrocarminate les laissaient incolores. Un peu plus loin, on leur trouvait les caractères que j'ai indiqués plus haut. Enfin, il y avait parmi elles un très grand nombre de noyaux libres. Quant aux cellules conjonctives, cellules fixes de la cornée, elles étaient volumineuses, chargées de suc et très bien colorées par le carmin.

Le nombre des noyaux des cellules lymphatiques, mis en liberté par la dissolution du corps cellulaire, paraît donc être en rapport avec l'intensité des phénomènes inflammatoires, comme je le pensais tout d'abord.

Je ne crois pas du tout que les phénomènes que je viens de décrire appartiennent en propre à l'inflammation.

Je suis convaincu que tous ces phénomènes, dits *inflammatoires*, ne sont que des phénomènes physiologiques; ils sont plus intenses seulement et sont, en quelque sorte, semblables à ceux que l'on observe dans le développement embryonnaire. C'est pour cela que j'enseigne depuis trente ans et, je le crois avec raison, que l'inflammation ramène les tissus à l'état embryonnaire.

Au sein de l'organisme vivant et en pleine santé, il se détruit des cellules lymphatiques et leurs noyaux sont mis en liberté. Si on le voit plus aisément dans les tissus enflammés, c'est, sans doute, que la vie y étant plus intense et plus rapide, toute évolution y est mieux marquée.

Les cellules migratrices, en cheminant au sein des tissus, peuvent donc leur abandonner une partie des substances qu'elles renferment, notamment leur cytochromatine; il arrive même que leur protoplasma tout entier se dissout et que les matériaux dont il est formé se répandent dans le plasma nutritif au sein duquel vivent les organes. Si les leucocytes absorbent des particules alimentaires, c'est sans doute pour se nourrir; mais ils peuvent aussi les abandonner après les avoir transportées plus ou moins loin. Ils vont dans toutes les parties du corps que les vaisseaux sanguins ne sauraient atteindre, la cornée par exemple.

Des premières modifications des nerfs dans les plaies simples de la cornée.

Les modifications qui se produisent dans les nerfs de la cornée à la suite de sections superficielles de cette membrane paraîtront bien extraordinaires et cependant elles sont sous la dépendance d'une loi générale que je crois avoir établie depuis longtemps : *Les nerfs sont soumis à une croissance continue.* En effet, les fibres nerveuses terminales simples ou arborisées émettent des bourgeons qui, en se développant, tendent à augmenter l'extension et la complication des terminaisons nerveuses[1].

Chez tous les Vertébrés, la cornée possède un appareil nerveux très riche et très compliqué, dont le but paraît être d'assurer la protection de l'œil par son extrême sensibilité. Je vais en rappeler la disposition générale chez le Lapin seulement, parce que les expériences que je vais rapporter ont été faites chez cet animal. Les nerfs, qui proviennent de la cinquième paire, entrent dans la cornée au niveau de son bord. Ils sont très nombreux, se dirigent vers le centre de la membrane, se divisent, se subdivisent et se résolvent en un vaste plexus, *plexus fondamental.* Du plexus fondamental partent les rameaux perforants qui, après avoir traversé la membrane de Bowman, s'infléchissent brusquement pour former, au-dessous de l'épithélium antérieur, le plexus *sous-épithélial.* Ce dernier plexus est formé de fibrilles nerveuses grêles et longues, anastomosées les unes avec les autres par quelques branches obliques.

Les fibrilles nerveuses *intra-épithéliales* proprement dites se dégagent du plexus sous-épithélial, ont un trajet ascendant, généralement sinueux, et se terminent par des boutons à une hauteur variable. Tout cela est parfaitement connu et solidement établi; si je l'ai rappelé, c'est uniquement dans le but de faire mieux saisir les résultats des nouvelles expériences que j'ai faites et que je vais exposer maintenant.

De la disposition générale de l'appareil nerveux de la cornée

1. Voyez ma première Communication à ce sujet *Quarterly Journal of microscopical Science*, t. XX, p. 457, 1880.

du Lapin il résulte qu'une section pratiquée perpendiculairement à la surface de cette membrane divisera des fibrilles nerveuses intra-épithéliales, le plexus sous-épithélial et, si elle est assez profonde, le plexus fondamental.

En outre, le trajet des nerfs, malgré leur intrication plexiforme, allant régulièrement de la périphérie au centre, ainsi que je l'ai établi[1], il s'ensuit qu'une section faite perpendiculairement à la direction d'un rayon cornéen abolira la sensibilité dans une région limitée par l'incision et les deux rayons qui partent de ses extrémités.

Pour que l'insensibilité soit complète, il faut que l'incision comprenne au moins le tiers de l'épaisseur de la cornée. Immédiatement après une incision de ce genre, la sensibilité est conservée sur sa lèvre marginale, tandis qu'elle est abolie sur sa lèvre centrale. Il en est de même les jours suivants. Mes expériences ne sont pas allées au delà du troisième. La cornée incisée a été soumise à l'action de l'or (pour la méthode employée et pour la technique des incisions, voir mes *Leçons sur la cornée*). Des coupes y ont été faites au rasoir perpendiculairement à la direction de l'incision. Elles comprennent donc la lèvre centrale et la lèvre marginale de la petite plaie.

Vingt-quatre heures après l'opération, toute la surface de la solution de continuité est déjà recouverte de cellules épithéliales provenant du glissement et de l'éboulement de l'épithélium circonvoisin.

L'épithélium de la lèvre marginale contient des fibrilles nerveuses. Il n'y en a pas dans celui de la lèvre centrale. Les fibrilles nerveuses ont été entraînées dans la plaie par les cellules épithéliales qui s'y sont éboulées; cela se comprend. Mais le même phénomène a dû se produire sur la lèvre centrale aussi bien que sur la lèvre marginale, puisque, nous le savons, elle se recouvre de cellules épithéliales par un mécanisme identique. Évidemment, des fibres nerveuses ont été entraînées par l'éboulement sur l'une et sur l'autre des lèvres de la plaie. Seulement, sur la lèvre centrale, ces fibres, ayant été séparées par la section

1. Leçons d'Anatomie générale : Cornée, 1881.

de leurs cellules nerveuses d'origine, ont été mangées par les cellules épithéliales qui les avoisinent, comme sont mangés les cylindres-axes des fibres nerveuses du segment périphérique d'un nerf sectionné par les cellules des segments interannulaires. Ce sont là deux phénomènes de même ordre. Il faut remarquer pourtant que les cellules épithéliales d'une plaie de la cornée doivent avoir une activité nutritive bien grande pour dévorer ainsi des fibrilles nerveuses dans un si court laps de temps. Du reste, cette activité se traduit par d'autres faits sur lesquels j'aurai l'occasion de revenir par la suite.

Tandis que les fibrilles nerveuses disparaissent dans la lèvre centrale de la plaie, celles de la lèvre marginale, qui sont restées en rapport avec leur centre d'origine, présentent au contraire des signes de suractivité formatrice. Souvent elles sont plus épaisses que les fibrilles intra-épithéliales ordinaires; souvent aussi elles présentent des bourgeons terminaux volumineux, indice de leur croissance. Leur longueur dépasse de beaucoup, parfois du double, celle des fibrilles intra-épithéliales normales.

Ces phénomènes d'activité et de croissance sont encore plus marqués deux jours après la section de la cornée. A ce moment, les fibres nerveuses ont bourgeonné, se sont accrues; elles peuvent atteindre $0^{mm},35$ et étendre leurs ramifications dans tout le revêtement épithélial de la lèvre marginale de la petite plaie, tandis que sa lèvre centrale se montre toujours dépourvue de fibrilles nerveuses.

Si des branches ou plutôt des travées du plexus fondamental ont été sectionnées, on les voit donner naissance, au niveau de la lèvre marginale, à un ou plusieurs bourgeons qui pénètrent au sein de la masse épithéliale qui la recouvre et y forment une arborisation terminale plus ou moins étendue, et qui vient compliquer l'ensemble de la terminaison nerveuse intra-épithéliale.

Par conséquent, les nerfs qui occupent l'épithélium de la plaie proviennent du glissement et de l'entraînement des fibres nerveuses épithéliales et sous-épithéliales et, en outre, du bourgeonnement et de la végétation des fibres du plexus fondamental.

La cornée, trois jours après la section, montre encore les différents phénomènes nerveux que je viens de décrire dans les plaies de deux jours, seulement ils y sont plus marqués. En général, les nouvelles fibres sont plus épaisses et leurs bourgeons terminaux plus volumineux; elles ont un trajet plus compliqué et plus long. J'en ai vu qui, après avoir parcouru au-dessous de l'épithélium toute la lèvre marginale de la plaie, ont pris ensuite une direction ascendante, et, cheminant en droite ligne, soit dans la lèvre marginale, soit dans la lèvre centrale, ont gagné la surface de l'épithélium antérieur où elles se terminent par des boutons.

En résumé, les fibres nerveuses de la cornée, qui ont été divisées par sections et qui se trouvent encore en rapport de continuité avec leurs cellules d'origine, végètent avec une rapidité et une activité que rien ne pouvait faire prévoir. Cette végétation est cependant en rapport avec cette loi générale que je formulais au début de cette Note, à savoir que les nerfs sont soumis à une croissance continue.

Qu'il me soit permis, en terminant, de faire remarquer que les faits que je viens d'exposer conduisent à l'explication d'un phénomène très remarquable, dont les histologistes s'occupent depuis quelques années, la *chromatolyse* des cellules nerveuses (**Nissl**, **Marinesco**, etc.). Ils ont constaté qu'à la suite de la section d'un nerf les cellules d'origine perdent leur chromatine et ont pensé qu'il se produit alors une sorte de dégénérescence centrale.

Dernièrement, M. **Pugnat**[1] a constaté que la fatigue, résultant de l'excitation électrique, peut déterminer la chromatolyse des cellules nerveuses. On conçoit aisément que le travail qui se fait dans le segment central d'un nerf sectionné puisse déterminer dans les cylindres-axes une activité nutritive, dont les matériaux seraient empruntés à la cellule d'origine. Il y aurait ainsi de l'analogie entre la chromatolyse de la cellule nerveuse et la disparition de la chromatine, que j'ai constatée dans les cellules lymphatiques, lorsqu'elles viennent concourir activement à la nutrition des éléments qui les avoisinent.

1. *Comptes rendus de l'Acad. d. Sc.*, 8 novembre 1897.

Des premières modifications qui surviennent dans les cellules fixes de la cornée au voisinage des plaies de cette membrane.

J'ai montré, il y a plus de vingt ans, que du segment central d'un nerf sectionné partent des bourgeons nerveux qui s'accroissent peu à peu et remplacent les tubes nerveux dégénérés du segment périphérique.

Ces bourgeons sont émis par les cylindres-axes conservés du segment central.

Ce fait et d'autres analogues que j'en ai rapprochés m'ont conduit à proposer la théorie des *neurones*, dont le nom cependant n'est pas de mon invention. Il appartient au professeur **Waldeyer**. Qu'il me soit permis à ce propos de reproduire un passage de mon *Traité technique d'histologie*. Il se trouve aussi bien dans la première édition de cet ouvrage que dans la seconde.

« Les organes qui appartiennent au système nerveux (encéphale, moelle épinière, ganglions périphériques, nerfs, terminaisons nerveuses) sont si différents les uns des autres qu'on ne les aurait pas compris jadis dans un même ensemble anatomique s'ils n'étaient pas reliés entre eux de manière à former un tout continu. Aujourd'hui, l'analyse histologique qui a été faite de ce système nous permet d'en ramener les différentes parties à un type parfaitement défini. Ce type, nous le trouvons dans la cellule nerveuse ou cellule ganglionnaire.

« Les cellules nerveuses, bien que très variables dans leur forme et leur dimension, ont cependant un caractère commun : elles émettent toutes des prolongements qui deviennent des fibres nerveuses. Ces fibres, après un trajet plus ou moins compliqué dans les centres, s'associent pour former les nerfs périphériques et se continuent sans interruption jusqu'à leur terminaison dans les organes.

« Il n'y a donc pas lieu de distinguer, en se plaçant il est vrai à un point de vue très général, les fibres nerveuses comme des éléments spéciaux, car elles sont des prolongements cellulaires

extrêmement étendus et formés d'une substance semblable à celle des cellules dont elles émanent. C'est ainsi qu'une fibre nerveuse, née de la moelle épinière et qui, après avoir parcouru une certaine portion de la substance blanche de cet organe, s'engage dans une racine sacrée pour suivre le nerf sciatique et venir se terminer dans un des muscles du pied, doit être considérée, dans toutes les positions de ce long trajet, comme un prolongement cellulaire, et c'est, à proprement parler, la cellule nerveuse elle-même, étirée en un pédicule extrêmement allongé, qui vient impressionner la fibre musculaire à laquelle elle commande. »

Il me semble que le mot de neurone, substitué à celui de cellule nerveuse ou ganglionnaire, n'a rien ajouté à ce que nous savions de cette cellule. Cependant, en parcourant ce qui a été écrit à ce sujet depuis quelques années, j'y vois clairement que les histologistes ont été en proie à une illusion regrettable.

Avant d'aborder le sujet que je me propose de traiter spécialement dans cette Note, je dois encore rappeler une observation que j'ai faite sur les cellules endothéliales du péritoine enflammé. Ces cellules s'hypertrophient sous l'influence de l'irritation et émettent des prolongements qui peuvent atteindre une longueur relativement considérable.

J'ai cherché à rattacher ce dernier phénomène du bourgeonnement et de la croissance des cylindres-axes que j'avais observés à la suite de la section des nerfs. Retrancher par incision un ou plusieurs prolongements d'une cellule conjonctive ordinaire et suivre ensuite les modifications qui s'y produisent est une expérience qu'on ne saurait réaliser. Mais on peut agir un peu au hasard sur un groupe de cellules conjonctives, en choisissant des organes où leur orientation et leurs rapports soient bien déterminés. Les tendons filiformes de la queue du Rat et la cornée du Lapin sont des organes où ces conditions existent.

J'ai expérimenté d'abord sur la cornée du Lapin. J'y ai obtenu des résultats entièrement satisfaisants, que je vais exposer.

Comme on le sait, les cellules fixes de la cornée sont dispo-

sées régulièrement entre les lames conjonctives de cette membrane. Elles sont munies de prolongements latéraux qui, chez le Lapin, sont presque tous membraniformes (voyez mes *Leçons sur la cornée*). Ces prolongements s'anastomosent entre eux, de telle sorte qu'entre les lames conjonctives sont étendues des lames protoplasmiques beaucoup plus minces. En outre, ces lames, au lieu d'être continues comme les lames conjonctives, sont fenêtrées. Ces fenêtres ne sont autre chose que les mailles laissées entre les prolongements cellulaires anastomosés.

De cette disposition il résulte qu'une incision faite à la cornée perpendiculairement à sa surface divisera les cellules en un point varié de leur corps ou de leurs prolongements, et qu'il y aura un nombre d'autant plus considérable de couches cellulaires atteintes que l'incision aura été plus profonde.

J'ai fait des incisions comprenant un dixième, un quart et un tiers de l'épaisseur de la membrane et, dans tous les cas, j'ai obtenu des résultats semblables. J'ai laissé vivre les animaux vingt-quatre et quarante-huit heures. La méthode de l'or, appliquée comme il est dit dans mes *Leçons sur la cornée*, est la seule qui m'ait fourni des préparations entièrement démonstratives. Les cellules fixes doivent y être colorées en violet foncé, presque noir. Leurs prolongements, même les plus délicats, sont alors bien dessinés. On les observe sur des coupes faites au rasoir perpendiculairement aux incisions qui ont été pratiquées sur l'animal vivant.

Comme je l'ai montré au commencement de ce mémoire, les lèvres de la petite plaie consécutive à l'incision sont, au bout de vingt-quatre heures, recouvertes de cellules épithéliales provenant du glissement et de l'éboulement de l'épithélium antérieur circonvoisin. Il arrive fréquemment qu'en quelques points, sous l'influence des réactifs ou des manœuvres de la préparation, les cellules épithéliales ont été détachées. Ce sont ces points que l'on doit choisir pour faire les premières observations, parce que les faits y sont, sinon plus nets, du moins plus faciles à reconnaître. Les cellules fixes, qui ont été entamées par le couteau, présentent déjà, au bout de vingt-quatre heures, des prolongements bourgeonnants du côté des lèvres

de la plaie. Au bout de quarante-huit heures, ces prolongements se sont accrus, ont gagné la surface de section, puis, après s'être incurvés brusquement, s'y sont étalés pour la recouvrir. Ils se sont aplatis, anastomosés avec ceux qui proviennent des cellules voisines. Il en résulte que la solution de continuité, au-dessous des cellules épithéliales qui la comblent ou la recouvrent, est complètement tapissée d'une lame protoplasmique fenêtrée qui ne contient pas elle-même de noyaux, mais qui est en rapport avec les cellules fixes voisines au moyen d'un très grand nombre de ponts également protoplasmiques qui ne sont que des prolongements cellulaires.

Il me paraît inutile d'insister sur le rapprochement de ce phénomène avec celui du bourgeonnement et de l'extension des cylindres-axes sectionnés, car il est évident qu'ils sont du même ordre.

Explication des figures des planches III et IV.

Fig. 1. — Cornée du Lapin. Incision superficielle examinée 4 heures après; *a* et *b*, masses épithéliales s'avançant sur les deux lèvres de la solution de continuité.

Fig. 2. — Cornée du Lapin. Incision superficielle examinée 5 heures après. La masse épithéliale *b* a contracté une adhérence solide avec la lèvre correspondante de la plaie; la masse épithéliale *a*, plus petite, s'est avancée sans adhérer encore à la lèvre de la plaie qui lui correspond.

Fig. 3. — A, deux incisions parallèles de la cornée du Lapin examinées après 24 heures, l'une superficielle est à peu près remplie de cellules épithéliales; l'autre, plus profonde, en est seulement tapissée. B, épithélium dans la région comprise entre les deux incisions. C, épithélium, éloigné des incisions, présentant à peu près sa disposition normale.

Fig. 4. — Abrasion superficielle de la cornée du Lapin, examinée 48 heures après. *a* et *b*, limites de l'abrasion. La région comprise entre *c* et *d* n'est pas encore recouverte d'épithélium, le stroma cornéen sous-jacent est infiltré de leucocytes.

Fig. 5. — Le point *b* de la figure précédente à un fort grossissement, pour montrer la structure des lobules épithéliaux.

Fig. 6. — La partie centrale de la figure 4 à un très fort grossissement, pour montrer l'hypertrophie et la division des cellules fixes, les modifications des leucocytes et la mise en liberté de leurs noyaux.

Fig. 7. — Section superficielle de la cornée du Lapin examinée 48 heures après sur une coupe faite après l'action du chlorure d'or. *a*, lèvre centrale; *b*, lèvre marginale. Dans l'épithélium de la lèvre marginale, dont les éléments cellulaires n'ont point été dessinés, se voit une arborisation nerveuse terminale.

Fig. 8. — Section superficielle de la cornée du Lapin examinée au bout de 3 jours sur une coupe faite après l'action du chlorure d'or. *a*, lèvre centrale; *b*, lèvre marginale. Des fibres nerveuses émanées des fibres intra-épithéliales glissent au-dessous de l'épithélium sur la lèvre marginale, puis, changeant de trajet, montent jusqu'au voisinage de la surface dans la lèvre centrale.

Fig. 9. — Cornée du Lapin; incision superficielle de deux jours. Coupe faite après l'action du chlorure d'or. Une des lèvres de la plaie est légèrement renversée; on voit à sa surface un réseau protoplasmique provenant de l'expansion des cellules fixes de la cornée qui avoisinent la plaie.

CRISTALLOIDES

DANS

L'OOCYTE DE PHOLCUS PHALANGIOIDES FUESSL.

Par **Ch. VAN BAMBEKE**

Dans une communication préliminaire sur l'oocyte de *Pholcus phalangioides* Fuessl. (1897), j'ai simplement signalé la présence, dans cet oocyte, de formations connues sous le nom de cristalloïdes. Le présent travail est exclusivement consacré à l'étude de ces formations.

Hartig, le premier, signala la présence, dans des cellules végétales, d'enclaves cristalliniformes (1856). Depuis lors, de nombreuses recherches sont venues prouver la grande fréquence, chez les plantes, de ces enclaves que l'on désigne sous le nom de cristalloïdes protéiques[1]. Le terme cristalloïde créé par **Naegeli** (1862) indique que ces productions, malgré leur ressemblance avec de vrais cristaux, s'en distinguent par certaines particularités, parmi lesquelles l'inconstance des angles, la faculté d'imbibition, leur accroissement par intussusception, leur érythrophilie, c'est-à-dire la propriété qu'elles possèdent de se colorer surtout par les matières rouges ou jaunes[2].

Nous sommes entièrement de l'avis de **Prenant**, lorsque, après avoir rappelé l'existence de formes transitoires entre des productions amorphes et des cristalloïdes parfaits, il ajoute : « Il semble donc que les matières protéiques peuvent se présenter sous une forme cristalline plus ou moins définie, et se montrer comme cristalloïdes imparfaits, comme cristalloïdes, ou même comme de vrais cristaux. »

« Ces catégories sont d'ailleurs tout artificielles, et les déno-

1. Pour la bibliographie, voir notamment : **Schimper** (1881), **Zimmermann** (1890-1891), **Reinke** (1896), **Prenant** (1897, I), **Giuseppe Amedei** (1898).
2. Voir **Naegeli** (1862), **Schimper** (1881), **Reinke** (1896), **Prenant** (1897, I).

minations qui les désignent sont purement conventionnelles. Il est clair qu'il n'y a dans la nature que des cristaux et des corps amorphes, et que l'expression cristalloïde n'a pas un sens précis. Le morphologiste peut cependant le conserver provisoirement comme une expression commode pour désigner les choses qui ressemblent à des cristaux et qui lui en donnent l'image; mais sa pensée ne doit pas se laisser entraîner au delà de l'expression, et le morphologiste qui ne peut voir dans un cristalloïde que l'image d'un cristal, ne peut lui en accorder la nature. » (1897, II, p. 4.)

Nous venons de rappeler que la distribution des cristalloïdes est très étendue chez les végétaux. Il n'en est pas de même chez les animaux. Si nous laissons de côté ce que nous pouvons désigner, avec **Prenant**, sous le nom de formes imparfaites de cristalloïdes (plaquettes vitellines, grains ou bâtonnets acidophiles des leucocytes, corps bactéroïdes), on n'en connaissait, jusque dans ces derniers temps, que quelques rares exemples. Dans son *Handbuch der Gewebelehre*, **von Kölliker** en cite trois, se rapportant à des observations faites par **Leydig**, **Carnoy** et lui-même. Dans l'exemple de **Leydig**, il s'agit de corpuscules rencontrés dans une cellule adipeuse de *Piscicola* (1857, p. 18, fig. 8 D); sont-ce de vrais cristalloïdes? **v. Kölliker** parle de « Körperchen unbekannter Art », et, dans le texte de **Leydig**, je ne trouve aucune description s'y rapportant; toutefois, à en juger d'après la figure, on pourrait avoir affaire à des cristalloïdes. **Carnoy** signale et figure un cristalloïde dans le noyau d'une cellule de glande digestive de *Nepa cinerea* (1884, p. 247, fig. III). Enfin, dans l'exemple de **v. Kölliker**, le cristalloïde a été trouvé dans la vésicule germinative d'œuf de Poisson. Faisant allusion aux observations anciennes, **Prenant** cite les trois exemples qui précèdent (1897, I, p. 84; II, p. 1). On peut toutefois y en ajouter quelques autres. D'abord celui d'**Auerbach** (1855), sans doute le plus ancien connu dans le règne animal, comme le remarque **Schimper** (1881, p. 146). Les productions rencontrées par **Auerbach** chez *Amœba actinophora* consistaient en des prismes rhombiques, des octaèdres rhombiques, ou des combinaisons de ces deux formes, et appartenaient,

d'après leurs réactions, à des cristalloïdes de protéine. **Metchnikoff** décrit et figure, dans les sphères vitellines du Scorpion, des « krystallförmige Gebilder..... welche etwa die Gestalt verlängerter Prismen haben ». (1871, p. 5, pl. XIV, fig. 2.) Je ne cite cet exemple qu'avec doute, parce que, eu égard au siège des formations susdites, il pourrait s'agir de plaquettes vitellines. Des formations cristalloïdes ont été rencontrées, par **Bertkau**, dans le vitellus de l'œuf d'*Oletera picea* : « In den grössten Eiern sind meist nur wenige Krystalloide vorhanden, deren Gestalt eine senkrechte bisweilen abgestutzte Pyramide mit quadratischer Grundfläche ist. » (1875, p. 248-259, fig. 11.) Dans le mémoire de **Schimper**, il est question de petits cristalloïdes trouvés, par **Graf zu Solms-Laubach**, dans une chenille de Ver à soie tuée par un Champignon (1881, p. 147). Peut-être pouvons-nous citer aussi les cristaux décrits et figurés par **Korschelt** dans le vitellus de l'œuf de *Dytiscus marginalis* (1889, p. 20-21, pl. III, fig. 64, 65, pl. V, fig. 128). Enfin, d'après **Th. List** (1897), il faudrait ranger parmi les cristalloïdes protéiques les formations déjà signalées, avant lui, par **Cuénot** (1891) et **Leipoldt** (1893), dans les amibocytes d'Échinides. Il est digne de remarque que toutes les observations qui précèdent, celle de **von Kölliker** exceptée, se rapportent à des Invertébrés.

Depuis lors, un travail de **Reinke** sur les cristalloïdes découverts par lui dans les cellules interstitielles du testicule chez l'Homme (1896), a été le point de départ d'assez nombreuses recherches se rapportant à des formations cristalloïdes rencontrées dans le règne animal. La découverte de **Reinke** a été confirmée par **O. Lubarsch** (1896) et **von Lenhossék** (1897), qui ont en outre trouvé des cristalloïdes dans les spermatogonies ; puis, par **Prenant** (1897, 1, et 1897, 2), par **Plato** (1897), et par **von Bardeleben**, d'après lequel, il est vrai, les cristalloïdes de **Reinke** seraient des cristaux d'hémoglobine (hématoïdine). Chez l'Homme et chez *Phascolarctos*, l'auteur constate la présence de ces formations, non seulement dans le tissu interstitiel, mais aussi à l'intérieur des canalicules séminifères : ainsi, chez l'Homme, dans les cellules de Sertoli, et dans les cellules géné-

ratrices des spermatozoïdes jusque, y compris, les spermatides (1897, 1, p. 531, et 1897, 2, p. 207); à cela il faut joindre les cristalloïdes décrits par **Prenant** dans la glandule thymique du Caméléon (1897, 1); les cristaux trouvés par **Günther** dans les alvéoles de la glande thyroïde de l'Homme; les cristalloïdes intranucléaires observés en même temps et d'une manière indépendante par **v. Lenhossék** (1897) et **Prenant** (1897, 3) dans les cellules sympathiques du Hérisson; les cristalloïdes que **Th. List** vient de décrire dans le noyau des amibocytes de *Sphærechinus granularis* (1897).

J'arrive maintenant à mes observations sur les cristalloïdes de l'oocyte de *Pholcus phalangioides*. Dès que mon attention a été plus particulièrement fixée sur la présence de ces formations, je les ai rencontrées dans la plupart des oocytes arrivés à un certain degré de développement. Je m'occuperai successivement: *a*) des caractères morphologiques des cristalloïdes; *b*) de leur siège; *c*) de leur mode de genèse, et *d*) de leur signification et de leur rôle [1].

a. Caractères morphologiques.

Les cristalloïdes se présentent le plus souvent sous forme de bâtonnets à bords droits, parallèles, à extrémités planes ou bien légèrement arrondies (fig. 1-3) [2]. Leur longueur et leur épaisseur varient; pour une même épaisseur, la longueur oscille, en moyenne, entre 4, 5 et 6 μ; mais il en est dont la longueur est moindre, et d'autres sensiblement plus longs. Quand l'épaisseur diminue notablement par rapport à la longueur, le bâtonnet fait place à un élément en forme d'aiguille (fig. 4). Ce sont là ce que j'appellerai les formes régulières ou typiques. Elles rap-

1. Comme je le dis dans la communication préliminaire citée plus haut, les ovaires, après isolement rapide, ont été traités de deux façons différentes : 1° Fixation par la liqueur d'Hermann, coloration par la safranine, etc.; 2° Fixation par la solution aqueuse de sublimé; traitement par l'iode, coloration par l'hématoxyline (méthode de M. Heidenhain), etc. Les ovaires traités par la première méthode ont donné les meilleurs résultats. Ce sont surtout les préparations ainsi faites qui ont été utilisées pour le présent travail.

2. Toutes les figures ont été dessinées à la ch. cl., obj. 12 im. hom. Leitz, oc. 3; seules les figures représentant les cristalloïdes isolément ont été plus fortement grossies.

pellent de nombreuses formes semblables décrites et figurées par les botanistes, et en particulier par **Zimmermann**, dans les noyaux et les chromatophores de cellules végétales (1890-1891); par **Reinke** (1896) et **von Lenhossék** (1897), dans les cellules

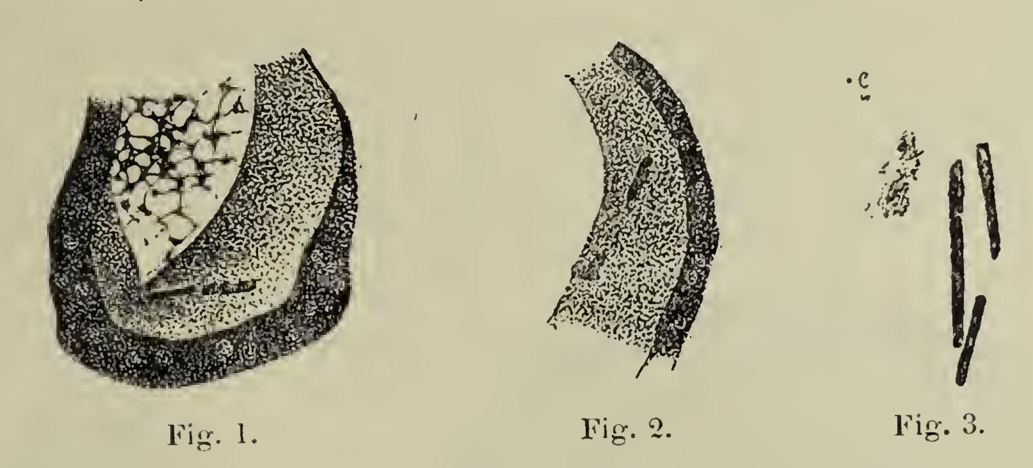


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

interstitielles du testicule; par **v. Lenhossék** (1897) et **Prenant** (1897, 3), dans les noyaux des cellules sympathiques du Hérisson.

Mais cette forme régulière ne représente toutefois qu'un des

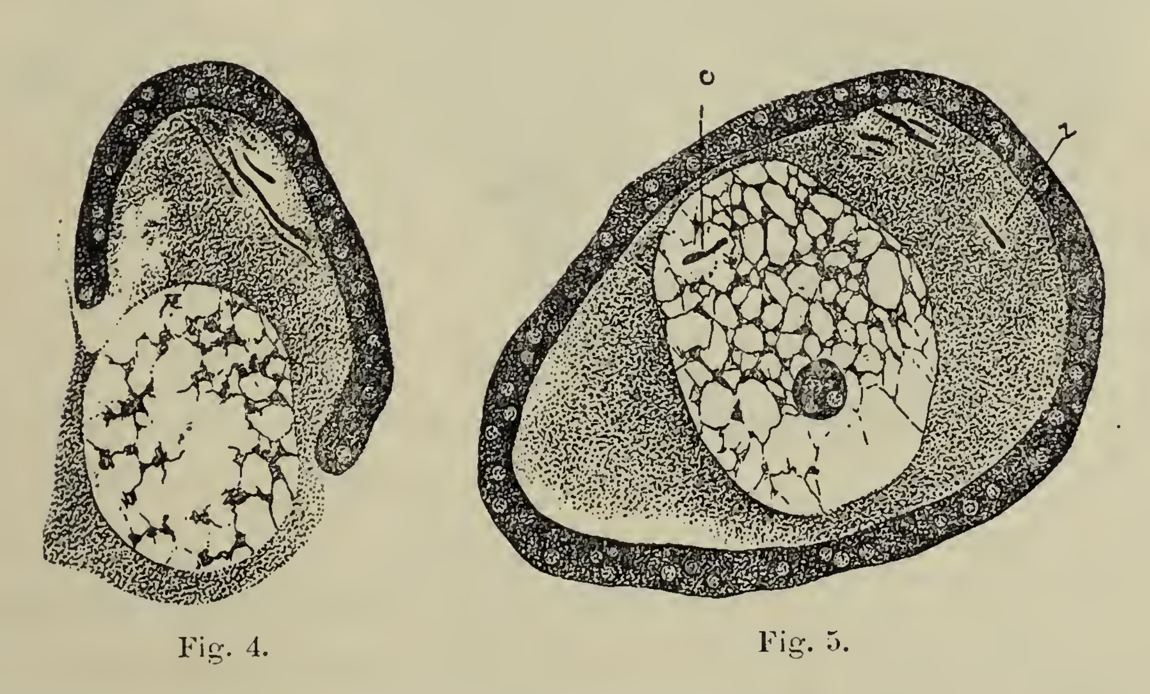


Fig. 4. Fig. 5.

aspects que revêtent les cristalloïdes dans l'oocyte de *Pholcus*, et nous pouvons appliquer à ces formations ce que dit **Prenant** des cristalloïdes intranucléaires rencontrés par lui : « Cet état étant pris pour type et représentant pour ainsi dire la forme parfaite du bâtonnet cristalloïde, il en est beaucoup d'autres qui se rattachent au premier par toutes sortes d'intermédiaires » (1897, 3, p. 368). **Zimmermann** attire aussi l'attention sur les aspects variés sous lesquels se montrent les cristalloïdes : « Es kommen in dieser Hinsicht alle Uebergänge vor, bis zu Körpern, die in ihrer Gestalt nur wenig von der Kugel abweichen » (1890-1891, p. 56).

Certains cristalloïdes, au lieu d'être rectilignes, sont incurvés ou plus ou moins flexueux (fig. 4 et 8). Cette forme assez fréquente dans l'oocyte de *Pholcus*, a été rencontrée par plusieurs biologistes, tant dans des cellules végétales que dans des cellules animales. **Zimmermann** la décrit et la figure chez les plantes (voir, par exemple, 1890-1891, pl. II, fig. 11), **Reinke** la signale dans les cellules interstitielles du testicule (1896, fig. 2 et 3), **Prenant**, dans le noyau des cellules sympathiques du Hérisson

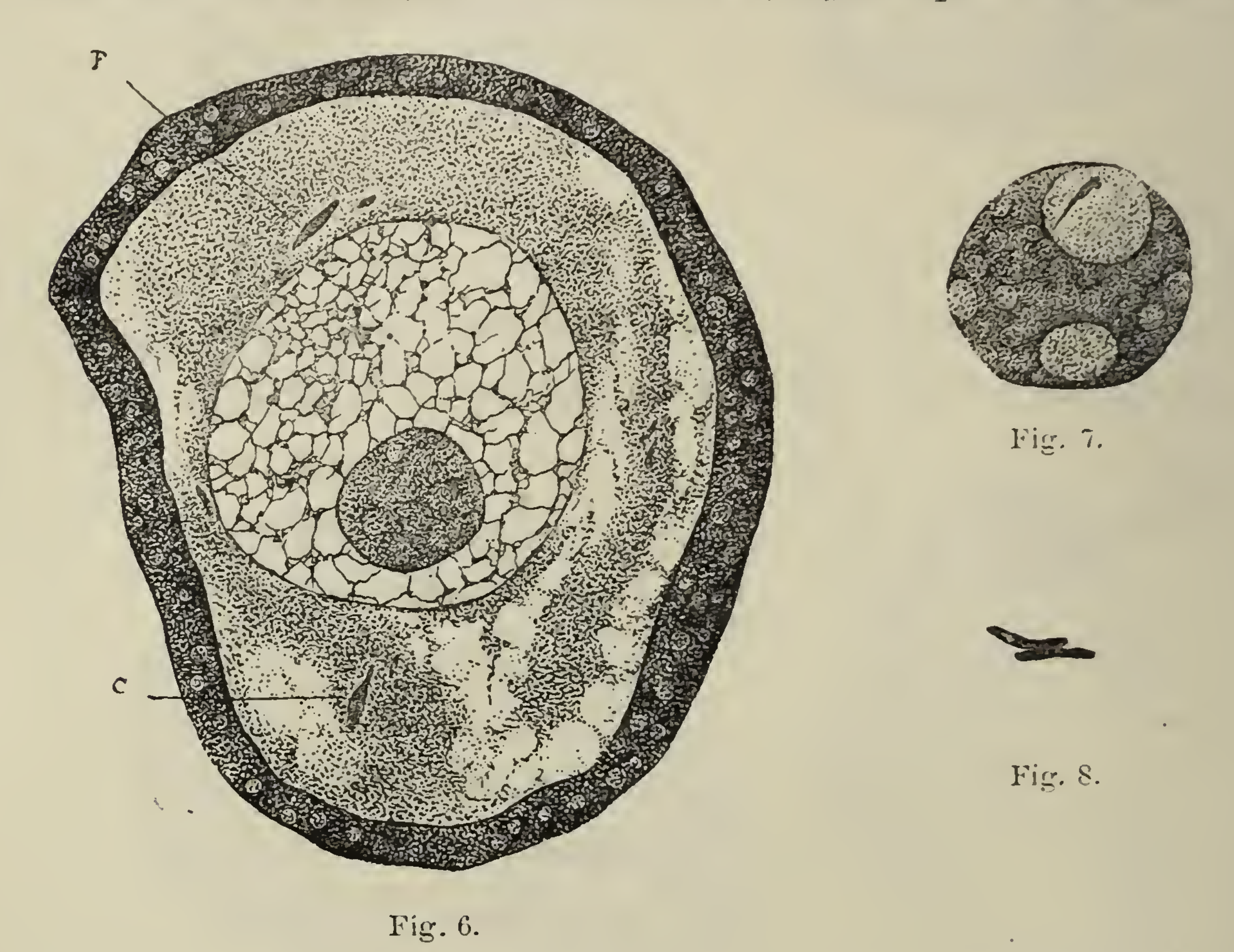


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

(1897, 3, fig. 4, 8, 12). **Reinke** remarque, à propos de ces formes incurvées, que la flexibilité se constate aussi chez les vrais cristaux (1896, p. 40). Il est des cristalloïdes claviformes (fig. 6, C, et fig. 7); d'autres, plus ou moins étranglés vers le milieu de leur longueur, prennent la forme de bissacs ou de biscuits; tel le cristalloïde intranucléaire représenté fig. 5, C. Ces formes ont aussi été observées, par **Reinke**, dans les cellules interstitielles du testicule (1896), et la forme étranglée, par **Zimmermann**, dans les chromatophores de *Bletia hyacinthina* (1890-1891, p. 152, pl. IV, fig. 40 et 42).

Une forme plus fréquente, dans l'oocyte de *Pholcus*, est celle de fuseau (fig. 6, F, fig. 9, F, fig. 10, F, F'). Ces cristalloïdes fusiformes rappellent encore une fois des formes analogues déjà

trouvées, par **Zimmermann**, dans les cellules végétales (1890-1891, pl. II, fig. 22, 23, 24; pl. III, fig. 43; pl. IV, fig. 32), par **Lubarsch** (1896) et **von Lenhossék** (1897), dans les spermatogonies. Ce dernier auteur fait remarquer que cette forme n'est pas sans rappeler celle de *Pleurosigma angulatum*. Cela s'applique bien à certains cristalloïdes fusiformes de l'œuf de *Pholcus*, dans lesquels on distingue alors une bordure fortement safraninophile entourant une partie centrale moins colorée (fig. 11, B). A cette variété fusiforme se rattachent certaines formes moins régulières, dont celles reproduites fig. 11, A, C, fournissent des exemples.

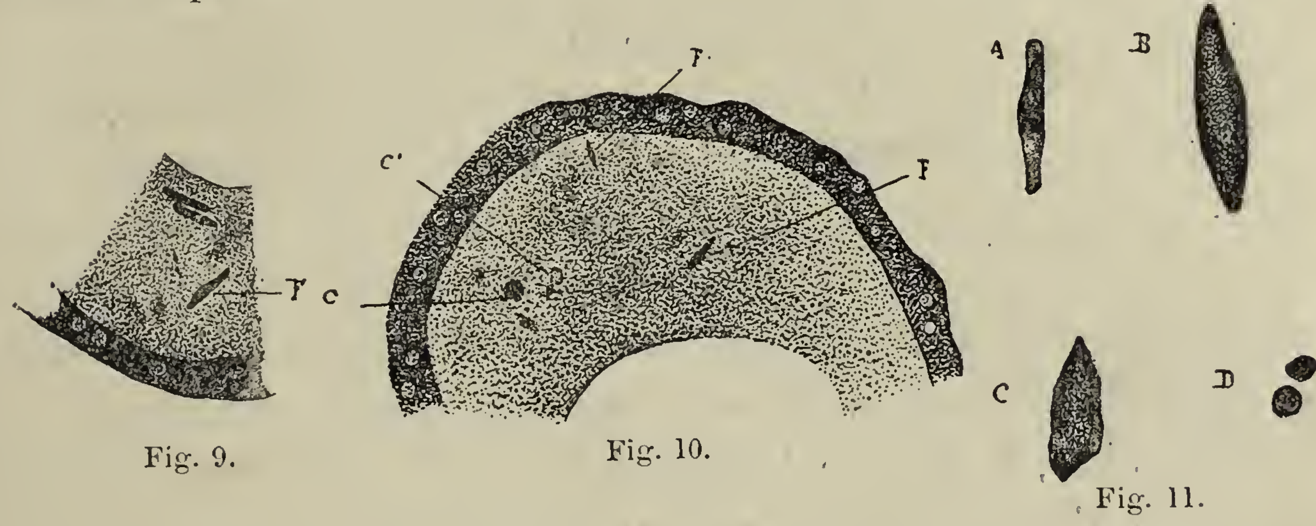


Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11.

Il n'est pas rare de rencontrer, soit isolément, soit dans le voisinage de cristalloïdes parfaitement reconnaissables, des corps circulaires, nettement circonscrits et fortement colorés par la safranine ou l'hématoxyline (fig. 10, C, C′, fig. 11, D). Ces corps qui, à un examen superficiel, en imposent pour des grains montrant une grande affinité pour les matières colorantes, correspondent, en réalité, dans la plupart des cas, à la coupe transversale de bâtonnets cristalloïdes, comme on peut s'en assurer par l'examen des coupes voisines du même ovule. Il importe toutefois de ne pas perdre de vue qu'il existe des cristalloïdes se rapprochant fortement de la forme sphérique. **Zimmermann** en signale divers exemples chez les plantes (voir notamment plusieurs de ses figures de la pl. II).

Le mode de groupement des cristalloïdes mérite aussi de fixer l'attention. Souvent ils se groupent par paire, les deux cristalloïdes étant parallèles ou sensiblement parallèles entre eux; tantôt ces cristalloïdes conjugués ou géminés se correspondent

sur toute leur longueur, en se juxtaposant intimement, ou en n'étant séparés que par une fente étroite; tantôt ils chevauchent l'un sur l'autre, et se correspondent alors sur une étendue variable (fig. 9, fig. 12, A); parfois ils se touchent par leurs extrémités seulement (fig. 12, B), d'où, dans certains cas, une forme de bâtonnet brisé. De semblables dispositions ont été vues dans les cellules végétales (cristalloïdes intranucléaires de *Verbascum blattaria.* (**Zimmermann**, 1890-1891, pl. II, fig. 29), et aussi dans des cellules animales. Ainsi **Reinke** (1896) et **v. Lenhossék** (1897) les décrivent et les représentent dans les cellules interstitielles du testicule, **v. Lenhossék** les désigne sous le nom de « Doppelformen ». Comme il en fait la remarque, quand les deux cristalloïdes se touchent intimement, la délimitation est vaguement indiquée par une faible ligne ou par de petites encoches situées aux extrémités (1897, p. 68).

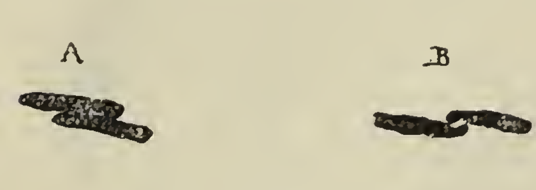


Fig. 12.

Indépendamment du siège qu'ils occupent et dont il sera question plus bas, le nombre de cristalloïdes dans une coupe d'oocyte ou dans l'ensemble des coupes d'un même oocyte est très variable; mais je n'ai jamais rencontré, dans les ovules de *Pholcus*, des accumulations de cristalloïdes comparables, par exemple, à celles observées dans les cellules interstitielles du testicule.

Les cristalloïdes logés dans le vitellus sont en général entourés d'une zone plus claire que le reste de la masse vitelline, de forme le plus souvent elliptique, le plus grand diamètre de l'ellipse correspondant à la longueur du bâtonnet (fig. 5, Z). Cet espace clair est bien l'homologue de la vacuole plus ou moins spacieuse, décrite et figurée par **Prenant**, autour du cristalloïde intranucléaire des cellules sympathiques du Hérisson (1897, 3, p. 370, fig. 4, 7, 11); seulement, dans l'oocyte de *Pholcus*, l'espace clair n'est jamais aussi nettement délimité que la vacuole dont parle **Prenant**. J'ai toujours trouvé les cristalloïdes de la tache germinative occupant des vacuoles de cette tache (fig. 7 et 14); mais celles-ci, sphériques comme leurs congénères, ne doivent pas être confondues avec les espaces clairs qui, dans le vitellus, entourent les cristalloïdes. **Von Lenhossék** parle d'es-

paces libres entourant les cristalloïdes des cellules interstitielles du testicule; d'après lui, ces images seraient le résultat d'altérations dues à l'action du sublimé ou à l'emploi du microtome (1897, p. 67). Comme l'auteur ne figure pas ces espaces, il est difficile de dire jusqu'à quel point ils correspondent à ceux vus par **Prenant** et par nous. Quoi qu'il en soit, je ne puis considérer ces derniers comme de simples produits artificiels. Un espace clair entourant les cristalloïdes du testicule a été vu aussi par **v. Bardeleben**. Il dit, en effet : « Die Krystalle liegen im Zellkörper mit oder ohne hellen Hof, oder für sich, *abgekapselt*, aber selten vollkommen frei oder selbständig » (1897, 1, p. 530). Dans un mémoire, paru depuis, après avoir remarqué que les cristaux sont presque toujours renfermés dans le corps cellulaire, jamais dans le noyau et rarement libres, il ajoute : « Dagegen finde ich, dass die Krystalle innerhalb des Zellkörpers nicht nur in einer Vacuole oder dergl. schwimmen, sondern dass sie sich förmlich ein-oder abkapseln, ohne indess, wie gesagt — von Ausnahmen abgesehen — ganz aus dem Zellverbande auszutreten » (1897, 2, p. 209).

Nous avons rangé parmi les propriétés caractéristiques des cristalloïdes leur érythrophilie. Dans nos préparations fixées par la liqueur d'Hermann et colorées par la safranine, les cristalloïdes des oocytes ont pris un ton rouge intense qui l'emporte, en général, sur celui des autres parties safraninophiles (réticulum nucléaire, tache germinative, corps vitellin) que renferme l'ovule. Mais les cristalloïdes ont montré aussi une grande affinité pour l'hématoxyline. Après emploi du sublimé, suivi de la coloration par cette teinture, ils se sont colorés en bleu-violet foncé. De son côté, **Reinke** a obtenu, en se servant de l'hématoxyline, une coloration rapide et intense des cristalloïdes des cellules interstitielles du testicule (1896, p. 40). Cette forte susceptibilité de coloration des cristalloïdes se constate aussi bien pour les cellules végétales que pour les cellules animales; elle est caractéristique aussi pour les plaquettes vitellines, dont la parenté avec les vrais cristalloïdes est d'ailleurs très étroite.

Dans nos préparations d'oocytes de *Pholcus*, la coloration des cristalloïdes, tant après l'emploi de la safranine qu'après celui

de l'hématoxyline, s'est toujours montrée également intense, sans différences bien appréciables produites par le volume plus ou moins grand de ces productions. Nous n'avons constaté qu'une exception à cette règle : c'est celle fournie par certains cristalloïdes fusiformes dans lesquels on peut distinguer, comme nous l'avons dit, une couche corticale fortement colorée entourant une partie centrale qui l'est moins. Partout ailleurs, nous avons trouvé une coloration intense et uniforme. Rien, dans nos objets, ne rappelle les différences de coloration des cristalloïdes intranucléaires observées par **Prenant**, et dues, suivant le savant professeur de Nancy, à des qualités de réceptivité de ces formations, variables pour les matières colorantes (1897, 3, p. 369).

b. Siège.

Zimmermann distingue trois espèces de cristalloïdes protéiques, d'après le siège de ces productions dans les cellules végétales : *a*, les cristalloïdes du noyau; *b*, ceux des chromatophores, et *c*, ceux du cytoplasme et du suc cellulaire (1890-1891, p. 112). Dans le règne végétal, les cristalloïdes nucléaires sont, de loin, les plus fréquents. Chez deux espèces de Fougères observées par **Zimmermann**, les cristalloïdes étaient logés les uns dans le cytoplasme, les autres dans le noyau, mais jamais, pour une même cellule, simultanément dans le noyau et en dehors du noyau; au contraire, les diverses espèces de cristalloïdes étaient toujours réparties dans des tissus différents. Ainsi, par exemple, les cellules épidermiques de *Polypodium ireoïdes* ne renferment jamais de cristalloïdes nucléaires, alors que, dans le mésophylle, ces derniers sont les seuls présents (1890-1891, p. 61). On ne rencontre donc pas en même temps, dans une cellule végétale, des cristalloïdes nucléaires et des cristalloïdes cytoplasmiques. Une exception, sur laquelle nous revenons plus bas, se constate toutefois à un moment donné de l'évolution cellulaire.

Chez les animaux, les cristalloïdes ont été trouvés dans le cytoplasme, dans le noyau, et parfois aussi dans l'intervalle des cellules; mais, contrairement à ce qui s'observe chez les végétaux, les cristalloïdes cytoplasmiques sont relativement plus

fréquents que les cristalloïdes nucléaires. Sur une quinzaine d'observations portant sur divers objets, je n'ai pu en relever que quatre signalant la présence de cristalloïdes à l'intérieur du noyau, savoir : *a*, cristalloïde dans le noyau de cellule de glande digestive de *Nepa cinerea* (**Carnoy**); *b*, cristalloïde dans la vésicule germinative d'œuf de Poisson (**v. Kölliker**); *c*, cristalloïde intranucléaire dans les cellules sympathiques du Hérisson (**v. Lenhossék** et **Prenant**); et *d*, cristalloïde né à l'intérieur du noyau d'amibocyte de *Sphærechinus granularis* (**Th. List**). Quant aux cristalloïdes intercellulaires, ils ont d'abord été signalés, par **Reinke**, dans le tissu interstitiel du testicule, puis par les autres anatomistes qui se sont occupés du même objet. Il importe de remarquer que, tout comme dans les cellules végétales, les cristalloïdes cytoplasmiques et les cristalloïdes nucléaires n'ont jamais été rencontrés en même temps dans une même cellule animale.

Par leur siège, les cristalloïdes des oocytes de *Pholcus phalangioides* s'écartent notablement de ce qui a été observé jusqu'alors. Comme je le disais, dans ma communication préliminaire sur l'oocyte de cette Aranéide, les cristalloïdes s'y rencontrent, non seulement dans le vitellus, mais aussi, quoique plus rarement, dans la vésicule germinative, et enfin, mais plus rarement encore, dans la tache germinative.

Depuis lors, revoyant mes préparations en vue du présent travail, j'ai pu m'assurer derechef de la présence de cristalloïdes cytoplasmiques, nucléaires ou nucléolaires dans des oocytes distincts; mais j'ai de plus constaté, chez certains oocytes, la présence simultanée de cristalloïdes cytoplasmiques et de cristalloïdes nucléaires. Les cristalloïdes de l'oocyte de *Pholcus* peuvent donc se diviser, d'après leur siège, en :

a. Cristalloïdes vitellins ou cytoplasmiques;

b. Cristalloïdes de la vésicule germinative ou nucléaires;

c. Cristalloïdes de la tache germinative ou nucléolaires.

Les deux premières variétés peuvent se trouver réunies dans un même ovule. Je n'ai pas constaté l'association de cristalloïdes nucléolaires, ni à des cristalloïdes nucléaires, ni à des cristalloïdes cytoplasmiques.

Les cristalloïdes du vitellus, indépendamment de leur fré-

quence plus grande, se sont en général montrés plus nombreux, là où on les rencontre, que les deux autres variétés.

Certaines vésicules germinatives renferment un cristalloïde unique (fig. 5, C); ailleurs, les cristalloïdes nucléaires sont plus nombreux. Dans la vésicule représentée fig. 13, on distingue en B trois petits bâtonnets, et en A plusieurs petits cristalloïdes aciculaires.

La variété la plus intéressante est celle des cristalloïdes nucléolaires; si je ne fais erreur, leur présence dans l'oocyte de *Pholcus* est le seul exemple connu jusqu'à présent. La grande tache germinative reproduite figure 7, appartient à un oocyte de la fin du deuxième stade ou stade de la désagrégation du corps vitellin. C'est l'unique ovule de cet âge où j'ai pu découvrir un cristalloïde; en général, les cristalloïdes disparaissent quand a lieu le morcellement du corps vitellin. Dans l'exemple qui nous occupe, la formation cristalloïde claviforme se trouve manifestement logée dans une grande vacuole nucléolaire. La tache représentée fig. 14 provient d'un oocyte du premier stade; deux bâtonnets cristalloïdes y sont aussi renfermés dans une vacuole.

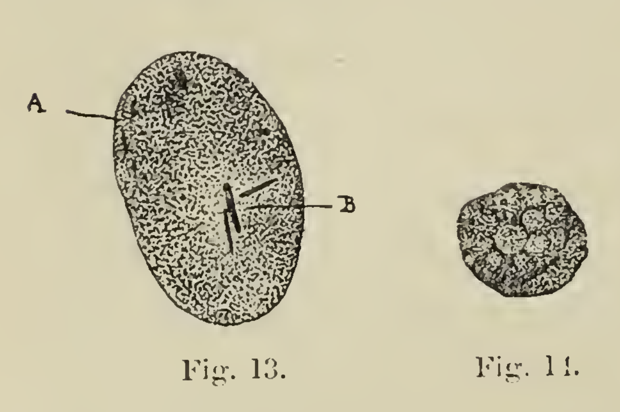


Fig. 13. Fig. 14.

Comme le remarque **Zimmermann**, dans les cellules végétales, souvent les cristalloïdes nucléaires se distinguent difficilement des nucléoles; pourtant, ajoute l'auteur, il importe d'autant plus de pouvoir établir une distinction entre les nucléoles et les cristalloïdes, qu'il existe probablement entre eux un rapport génétique, et que, dans tous les cas, il ne faut pas perdre de vue certaines relations reliant ces deux corps (1890-1891, p. 54-55). Dans l'œuf de *Pholcus*, la difficulté dont parle **Zimmermann** n'est pas à craindre. Contrairement à ce qui s'observe chez les plantes, le volume des cristalloïdes nucléaires est toujours notablement inférieur à celui de la tache germinative, d'où il résulte que, lorsque cette dernière renferme elle-même un ou plusieurs cristalloïdes, toute confusion entre ces enclaves et la tache est impossible.

La présence simultanée, dans certains oocytes de *Pholcus*, de cristalloïdes cytoplasmiques et de cristalloïdes nucléaires, est une autre particularité dont je ne connais pas d'exemples dans les cellules animales, ni dans les cellules végétales, en dehors de la période de division de ces dernières. Comment faut-il expliquer la présence, dans un même ovule, de cristalloïdes nucléaires et de cristalloïdes cytoplasmiques, comme aussi la présence exclusive, dans d'autres ovules, soit de cristalloïdes nucléaires, soit de cristalloïdes cytoplasmiques? Ces derniers se sont-ils formés sur place, ou bien, après avoir pris naissance à l'intérieur du noyau, ont-ils immigré dans le vitellus? Ces questions viennent naturellement à l'esprit, quand on se rappelle l'intéressante observation faite par Zimmermann. L'auteur a vu, pendant la mitose, les cristalloïdes nucléaires de *Melampyrum arvense* être expulsés du noyau et pénétrer dans le cytoplasme; on les trouve d'autant plus éloignés des noyaux en voie de formation, que ceux-ci se rapprochent davantage du stade spirème; puis, quand les noyaux se reconstituent, de nouveaux cristalloïdes y apparaissent, et les cristalloïdes anciens se rencontrent encore, en ce moment, dans le cytoplasme; par contre, alors qu'il n'existe aucun signe de mitose, seul le noyau renferme des cristalloïdes (1890-1891, p. 141-142, pl. IV, fig. 1-4). La présence simultanée de cristalloïdes dans les noyaux et le cytoplasme, à une certaine phase de l'évolution des cellules de *Melampyrum arvense*, n'est donc pas sans rappeler la disposition propre à certains oocytes de *Pholcus*, lesquels logent, en même temps, des cristalloïdes nucléaires et des cristalloïdes cytoplasmiques. Mais la ressemblance est plus apparente que réelle, et rien n'autorise à pousser plus loin la comparaison; non seulement il s'agit d'objets très différents, mais en outre, dans les oocytes en voie d'accroissement de *Pholcus*, la division mitosique fait défaut. Toutefois si une immigration de cristalloïdes nucléaires dans le cytoplasme, comparable à celle décrite par Zimmermann, ne s'observe pas dans l'ovule de notre Aranéide, on peut se demander si les cristalloïdes cytoplasmiques ne doivent pas leur origine première à des éléments nucléaires qui, après avoir pénétré dans le

vitellus, ont donné naissance à des formations cristalloïdes. La parfaite identité qui existe entre les cristalloïdes nucléaires et les cristalloïdes cytoplasmiques (forme, colorabilité, etc.), fournit un sérieux argument en faveur de cette hypothèse. Ceci nous amène à parler du mode de genèse des cristalloïdes.

c. Mode de genèse.

Deux opinions principales sont en présence, dont l'une, la plus généralement admise, peut se concilier avec l'immigration dont nous venons de parler, tandis que ce n'est pas le cas pour la seconde.

D'après la première opinion, soutenue par plusieurs botanistes et aussi par certains biologistes qui ont étudié les cristalloïdes des cellules animales, ces productions ne revêtent pas d'emblée leur forme caractéristique, mais résultent de la fusion ou de la transformation d'éléments non encore cristalloïdes. Ainsi, pour **Zimmermann**, le développement des cristalloïdes nucléaires, chez les cellules végétales, se fait probablement de la façon suivante : il apparaît d'abord, dans le noyau, des granules ou des vacuoles remplies d'albumine, de composition identique à celle des cristalloïdes, ou du moins très rapprochée de cette dernière; ces granules ou ces vacuoles se fusionnent ensuite, donnant origine à des globules plus volumineux; enfin de ces derniers naissent, par une sorte de cristallisation, des cristalloïdes délimités par des surfaces plus ou moins planes, et susceptibles de s'accroître par apposition ou intussusception. Chez diverses espèces, par exemple chez *Polypodium ireoides*, **Zimmermann** constate la transition entre les granules et les cristalloïdes, et ne découvre plus de granules, une fois les cristalloïdes formés (1890-1891, p. 66-67, pl. II, fig. 30-35).

Chez *Veronica chamædrys*, **Stock** voit apparaître les cristalloïdes sous forme de petits corps sphériques; ces corps grossissent insensiblement et finissent par donner naissance, en se fusionnant, à une sphère relativement volumineuse; il est vrai d'ajouter que, chez l'espèce en question, les cristalloïdes présentent eux-mêmes une forme rappelant la forme sphérique (1892).

On peut rapprocher de cette interprétation, celle donnée par **Molisch** et **Mikosch**, de l'origine des corps protéiques fusiformes, très voisins des cristalloïdes proprement dits, et qui se rencontrent également chez les plantes. Il se forme d'abord une masse granuleuse, à réactions identiques à celles des futurs fuseaux; les granules se groupent ensuite en manière de filaments, lesquels, en s'unissant entre eux, produisent peu à peu les fuseaux (**Molisch**, 1885, p. 198; **Mikosch**, 1890, p. 35).

En ce qui concerne les cellules animales, citons d'abord une observation faite par **M. Heidenhain**, d'après laquelle, dans les leucocytes éosinophiles en dégénérescence, les grains peuvent s'agglutiner et confluer en des masses plus volumineuses, de forme cristalloïde (1892, p. 164, fig. 31-33).

Lubarsch admet l'existence d'une relation génétique entre les corpuscules de **Russel** et les cristalloïdes (1896, p. 334); **von Lenhossék** se rallie à cette manière de voir; peut-être, d'après lui, s'agit-il d'un état préliminaire à la formation des cristalloïdes, et il invoque, à l'appui de son opinion, les observations faites par **Zimmermann** et **Stock** (1897, p. 68-69).

En divers endroits de ses travaux sur les cristalloïdes, **Prenant** se prononce dans le même sens : « Les formations cristalloïdes se présentent habituellement parmi d'autres enclaves non cristalloïdes, généralement arrondies.... On peut en inférer qu'elles sont un produit de transformation et une forme plus parfaite de ces enclaves » (1897, 1, p. 96).

L'auteur croit pouvoir admettre que, dans la glandule thymique du Caméléon, « les boules rouges s'agglutinent en une masse unique ou en un petit nombre de masses pour chaque cellule; ces masses cristallisent et donnent les cristalloïdes » (1897, 1, p. 99, fig. 9 *bc*). Dans sa deuxième communication, **Prenant** revient sur cette confluence, observée dans les cellules de la glandule thymique, et il ajoute que, dans les cellules interstitielles du testicule, il a « trouvé également tous les intermédiaires entre les cristaux de **Reinke** et des enclaves de forme quelconque, mais ayant les mêmes caractères microchimiques que ces cristaux » (1897, 2, p. 4). Enfin l'auteur rapproche de ces observations le mode de genèse admis par lui

pour les cristalloïdes des cellules nerveuses sympathiques du Hérisson : « Les bâtonnets cristalloïdiens des noyaux de ces cellules ne sont que des portions isolées, régularisées, différenciées chimiquement de la charpente du noyau, qui, grâce à ces transformations, prennent l'aspect de cristalloïdes » (1897, 2, p. 4). Cette manière de voir est encore reproduite dans la troisième communication de l'auteur (1897, 3, p. 371)[1].

D'après la seconde opinion, les cristalloïdes se présentent de prime abord avec leur forme caractéristique.

Stock, qui compte parmi les partisans de la première opinion, admet toutefois que, chez un certain nombre de plantes (*Euphorbia*, *Hedera*, *Lophospermum*, *Stylidium*, *Rivina*, *Syringa*), les cristalloïdes revêtent, dès leur apparition, la forme cristalline, et ne dérivent pas de masses sphériques préexistantes (1892).

Pour **Th. List**, les cristalloïdes des amibocytes incolores (**Cuénot**) de *Sphærechinus granularis* sont un produit de transformation de la substance nucléaire. Un petit cristalloïde, toujours unique, apparaît à l'intérieur du noyau; il s'accroît insensiblement aux dépens de ce dernier, et, lorsqu'il a atteint son complet développement, toute trace du noyau a disparu. Entre le cristalloïde naissant et le cristalloïde entièrement développé, on trouve toute une série intermédiaire (1897). Je ne crois pas devoir séparer, comme absolument distincte de la présente opinion, celle émise par **von Bardeleben**, quoique, d'après cet anatomiste, dont les recherches ont porté sur le testicule de l'Homme et d'autres Mammifères, les cristalloïdes de **Reinke** seraient des cristaux d'hémoglobine. Voici comment il décrit leur mode de genèse : dans un globule rouge apparaît un long et fin cristal aciculaire ou fusiforme, dont le diamètre correspond au plus grand diamètre du globule; ou bien le globule rouge se transforme en une formation courte, quadrangulaire (parallélipipède); ou bien encore plusieurs érythrocytes rappro-

1. Dans son plus récent travail sur la spermatogenèse chez l'Homme, **v. Bardeleben** considère les particules et les grumeaux renfermés dans les cellules de Sertoli comme résultant de la fragmentation et de la désagrégation des cristalloïdes (1898, p. 478).

chés se métamorphosent partiellement en un gros cristal (1897, 2, p. 209)[1].

J'ai souvent observé, dans les oocytes de *Pholcus*, tantôt en l'absence de cristalloïdes parfaits, tantôt en même temps que ces derniers, et souvent dans leur voisinage (Fig. 9 et 10), des granules ou de petits amas de granules, montrant pour la safranine et l'hématoxyline la même affinité que les cristalloïdes. J'ai rencontré ces enclaves dans le vitellus et dans les vacuoles de la tache germinative; il est permis de supposer qu'elles existent aussi dans la vésicule germinative, où il n'est pas possible de les distinguer nettement des autres éléments chromophiles de cette partie constituante de l'oocyte.

Je n'hésite pas à considérer ces granules ou ces amas de granules comme représentant la première ébauche de formations cristalloïdes. Je n'ai pu distinguer, il est vrai, à l'exemple de plusieurs biologistes, une série non interrompue de formes intermédiaires entre ces deux espèces de formations; je n'ai pu m'assurer, non plus, si, dans la vésicule germinative, les éléments de la charpente nucléaire, à la suite de différenciation chimique et de transformation morphologique, prennent l'aspect de cristalloïdes, comme le croit **Prenant**; enfin je n'ai pas vu, comme **Molisch** et **Mikosch**, les granules se grouper en filaments, lesquels, en s'unissant entre eux, deviennent des cristalloïdes. Mais j'ai fréquemment remarqué, dans le voisinage immédiat des formations granuleuses, des cristalloïdes minuscules, alors qu'en d'autres endroits ces petits cristalloïdes sont beaucoup plus rares.

Il importe de ne pas confondre les enclaves dont nous venons de nous occuper avec les grains ou les amas plus volumineux et nettement circonscrits dont il a été question plus haut, et qui correspondent, dans la plupart des cas, à la coupe transversale de bâtonnets. Une confusion avec les grumeaux ou les granules provenant de la désagrégation du corps vitellin n'est pas à

1. D'après ce que nous trouvons dans un travail plus récent de **v. Bardeleben**, les cristalloïdes, ou les particules en provenant, que renferment les cellules des canalicules séminifères, leur seraient apportés par les cellules interstitielles ayant pénétré dans ces canalicules (1898, p. 476-478).

craindre; comme je l'ai déjà dit, à ce stade, les cristalloïdes ont disparu; celui de la tache représentée figure 7, et qui appartient à un ovule de ce stade, constitue une exception à la règle.

Mais si certaines enclaves représentent en réalité la première ébauche de futurs cristalloïdes, reste la question de savoir quelle est l'origine de ces enclaves elles-mêmes. On peut se demander, en effet, si elles se sont formées sur place partout où on les trouve, ou bien si celles logées dans le cytoplasme ont pris naissance dans le noyau pour immigrer ensuite dans le corps cellulaire. J'ai déjà fait valoir les arguments qui plaident en faveur de l'hypothèse d'une immigration d'éléments nucléaires dans le cytoplasme. Toutefois cette hypothèse n'exclut pas la possibilité d'une genèse sur place, aussi bien dans le cytoplasme que dans le caryoplasme, soit d'enclaves encore non cristalloïdes, soit de cristalloïdes apparaissant d'emblée avec leurs caractères; mais ceci se rattache à la signification des cristalloïdes, dont nous allons nous occuper.

d. Signification et rôle.

On n'est pas d'accord sur la signification et le rôle des cristalloïdes.

Certains auteurs les considérèrent comme des *produits de dégénérescence*. Ainsi, d'après **Wakker**, les cristalloïdes nucléaires des cellules végétales sont le signe d'une désorganisation du noyau, et n'ont guère d'importance au point de vue physiologique (1888, p. 473). Dans son travail sur « les cristalloïdes dans la glandule thymique du Caméléon », **Prenant** parle aussi de dégénérescence et de transformation régressive (1897, 1, p. 89-97, 2, p. 4). Il résulterait des recherches de **Th. List** que, dans les amibocytes de *Sphærechinus granularis*, chaque cristalloïde entraîne, en se développant, la disparition complète de l'élément nucléaire (1897).

Pour d'autres biologistes, en plus grand nombre, les cristalloïdes ne représentent pas des éléments en dégénérescence, mais, au contraire, des *matériaux nutritifs de réserve*. Plusieurs

botanistes soutiennent cette manière de voir. D'après **Zimmermann**, la grande fréquence des cristalloïdes dans les jeunes cellules n'est pas favorable à l'opinion défendue par **Wakker**, et il rappelle qu'il résulte des recherches de **Leitgeb** (1888) que les cristalloïdes sont de nouveau utilisés dans les échanges organiques. **Zimmermann** admet qu'il en est ainsi pour les Fougères (1890-1891, p. 76).

Von Lenhossék, rencontrant des cristalloïdes seulement dans le testicule en activité fonctionnelle, se range à l'opinion des botanistes pour qui la présence de ces éléments est le signe, non d'un état de dégénérescence, mais bien d'une activité vitale : « Halten wir uns also an die angeführten Erfahrungen, so dürfen wir auch in den **Reinke**' schen Krystalloiden nicht den Ausdruck degenerativer Vorgänge, sondern im Gegentheil aufgespeichertes Nährungsmaterial erblicken » (1897, p. 76). Plus loin, il revient sur le rôle des cristalloïdes, et il constate derechef que leur présence dans les cellules interstitielles du testicule dénote un métabolisme intense ; puis, après avoir combattu l'opinion de **Reinke** sur laquelle nous revenons plus bas, il ajoute que les cristalloïdes constituent des matériaux de réserve ; que ces matériaux ne représentent pas le dernier terme du fonctionnement d'un organe, comme le produit de sécrétion glandulaire, mais un état intermédiaire, une substance qui trouvera son emploi lors de la formation de cellules nouvelles servant à l'édification de tissus nouveaux (1897, p. 83).

Plato, dont les observations ont également porté sur les cristalloïdes des cellules interstitielles du testicule, partage, au sujet du rôle de ces formations, la manière de voir de **v. Lenhossék**, avec cette différence toutefois qu'il n'admet pas, à l'exemple de ce dernier, l'existence d'une relation constante entre l'activité fonctionnelle du testicule et la présence de cristalloïdes (1897, p. 666).

Sans insister sur le rôle de substances de réserve dévolu aux cristalloïdes, **Prenant**, en un endroit de son mémoire sur la glandule thymique du Caméléon, parle des « réserves dont les cristalloïdes sont une des formes » (1879, 1, p. 95-96).

On a aussi émis l'hypothèse qu'il pourrait s'agir d'un *pro-*

cessus de sécrétion. Ainsi **Reinke** se demande si les cellules interstitielles du testicule dans lesquelles il a découvert des cristalloïdes ne sont pas des organes glandulaires, et si les cristalloïdes ne représentent pas une forme spéciale de sécrétion. *A priori*, il lui semble surtout probable que les cellules interstitielles du testicule, de même que les cellules de la glande thyroïde, produisent une substance inconnue, amenée dans le sang par le courant lymphatique, et exerçant une action encore inconnue; que, de plus, lorsque cette substance est élaborée en quantité excessive, elle s'amasse sous forme de cristalloïdes (1896, p. 42-43). Comme on l'a vu plus haut, **v. Lenhossék** et **Plato** n'acceptent pas cette interprétation.

Dans son mémoire sur la glandule thymique du Hérisson, **Prenant**, après avoir parlé de dégénérescence des cellules, et avoir considéré, comme un phénomène régressif, les transformations observées par lui, termine en disant : « Rien ne prouve péremptoirement qu'il s'agisse d'une dégénération. On pourrait avoir affaire ici à un processus de sécrétion et le cristalloïde représenterait dans cette glande à sécrétion interne un produit sécrété très particulier » (1897, 1, p. 100).

Enfin, d'après une dernière opinion, *le rôle des cristalloïdes nous serait encore inconnu.* Cette opinion est émise par **Zimmermann** dans son second article sur les cristalloïdes des Phanérogames. Il constate d'abord que leur distribution si étendue chez les végétaux prouve leur grande importance fonctionnelle, et ne permet pas de les considérer comme de simples résidus des échanges organiques; mais, malgré leur grande fréquence, les cristalloïdes nucléaires font défaut chez certaines plantes; d'autre part, **Zimmermann** n'a pu découvrir l'existence d'une relation entre leur présence et les conditions d'existence des végétaux; puis, leur distribution dans les divers tissus et les divers organes est aussi des plus variables. De tout cela l'auteur conclut que nous ne possédons aucune donnée positive sur les fonctions que les cristalloïdes sont appelés à remplir (1890-1891, p. 121-125).

On vient de voir qu'à propos du rôle des cristalloïdes, on parle d'un processus sécrétoire donnant naissance à ces forma-

tions. Il importe, me semble-t-il, de distinguer entre la signification et le rôle des cristalloïdes. Ainsi, en disant qu'ils sont un produit de sécrétion, on vise plutôt leur signification morphologique et leur véritable origine que le rôle qu'ils ont à remplir. On peut, en effet, les considérer comme étant le résultat d'une sécrétion, sans leur refuser pour cela la valeur de matériaux de réserve.

J'ai déjà fait allusion à la possibilité, voire même la probabilité, d'une origine nucléaire indirecte des cristalloïdes de l'oocyte de *Pholcus*, origine indirecte en ce sens que les éléments immigrés dans le cytoplasme n'auraient pas encore revêtu la forme cristalloïde; mais, je le répète, ce n'est là qu'une hypothèse, et rien ne prouve de façon péremptoire qu'il en est réellement ainsi. On peut donc se demander si les cristalloïdes cytoplasmiques, nucléaires et nucléolaires ne se sont pas formés sur place, à la suite d'un processus de sécrétion. Dans l'affirmative, nous serions en présence non seulement d'une sécrétion cytoplasmique, mais encore d'une sécrétion nucléaire et d'une sécrétion nucléolaire.

D'une sécrétion cytoplasmique sans élimination des produits élaborés, on connaît de nombreux exemples : telle notamment la formation, dans le corps ovulaire, des sphères vitellines.

Peut-on admettre aussi l'existence d'une sécrétion nucléaire? Dans sa description de ce qu'il appelle les cellules doubles « Doppelzellen » des œufs de *Ranatra* et de *Nepa*, **Korschelt**, se basant sur ce que les prolongements nucléaires sont dirigés vers l'endroit où se forme la chitine, en conclut à une intervention du noyau dans le processus (1896, p. 63). Cependant, dans la partie générale et comparative de son mémoire, après avoir relaté les observations de **Schmitz**, **Strasburger**, **Frommann**, **Baum** et **Steinhaus**, touchant la formation de diverses substances par le noyau, il conclut en ces termes : « Als Ergebniss des Ganzen ist hinzustellen, dass wir vom Kern als Producenten bestimmter Substanzen Sicheres nicht wissen » (1889, p. 121).

Depuis lors, un résultat positif a été obtenu par **G. Gilson**. Comme l'auteur l'a clairement établi, dans l'appareil séricigène de *Liparis dispar*, le noyau élabore de la soie et ce produit s'ac-

cumule dans sa cavité aussi bien qu'au sein de la masse cytoplasmique (1890, p. 39).

Nous avons cité plus haut la récente observation de **Th. List**, d'après laquelle, dans les amibocytes de *Sphærechinus granularis*, le cristalloïde apparaît à l'intérieur du noyau et entraîne, en se développant, la disparition de l'élément nucléaire. D'après **Zimmermann** (1896, p. 46), **Borzi** aurait observé un cas semblable chez les plantes.

Les cristalloïdes intranucléaires des oocytes de *Pholcus*, envisagés comme produits de sécrétion, fourniraient un nouvel exemple prouvant que le caryoplasme, tout comme le cytoplasme, est capable de sécréter.

Enfin, d'après ce qui se passe dans l'oocyte de *Pholcus*, à une sécrétion cellulaire et à une sécrétion nucléaire, viendrait s'ajouter une sécrétion nucléolaire. Ne pourrait-on pas rapprocher, jusqu'à un certain point, cette sécrétion nucléolaire des observations de **Balbiani** (1865) et de **Haecker** (1893), d'où il résulte qu'à l'intérieur de la tache germinative dite principale de certains ovules, s'élabore un liquide, éliminé ensuite, il est vrai, dans le vitellus?

Si réellement ces trois parties constituantes de la cellule, cytoplasme, caryoplasme et plasma nucléolaire sont capables d'élaborer des enclaves identiques, il faut en conclure que, nonobstant les caractères morphologiques, chimiques et fonctionnels qui distinguent ces diverses formes du protoplasme, il est certaines propriétés qui leur sont communes : telle, entre autres, la faculté de sécrétion.

Quant au rôle, il me paraît incontestable que les cristalloïdes de l'oocyte de *Pholcus* y servent de matériaux nutritifs de réserve. Trois faits surtout peuvent être invoqués à l'appui de cette opinion : *a*. d'abord le moment de leur apparition et de leur séjour dans l'oocyte; ce moment correspond en effet à ce que j'ai désigné, dans le cours de la période d'accroissement, sous le nom de premier stade, pendant lequel se développe le corps vitellin de **Balbiani**, c'est-à-dire une partie constituante de l'ovule qui, au point de vue fonctionnel, a aussi la valeur d'un matériel nutritif de réserve [1]. *b*. Puis le moment de la dis-

parition des cristalloïdes. Cette disparition coïncide avec le morcellement du corps vitellin. Il est probable qu'alors aussi les cristalloïdes sont résorbés, et que, tout comme les éléments issus de la désagrégation du corps vitellin, ils vont fournir un appoint nutritif au protoplasme ovulaire. *c*. Enfin, l'analogie avec le rôle des plaquettes vitellines. Or, ces éléments deutoplasmiques si voisins des cristalloïdes parfaits par leur forme et, jusqu'à un certain point, par leur composition chimique, sont considérés, par tous les auteurs, comme constituant des matériaux nutritifs de réserve.

Bibliographie.

Auerbach (1855). — Ueber die Einzelligkeit der Amœben. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. VII.

Balbiani (E.-G.) (1865). — Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux. Lu à la Soc. de Biologie dans une des séances du mois de février 1864. *Gazette médicale de Paris*, 36e année, 3e série, t. XX.

Bardeleben (Karl von) (1897, I). — Die Zwischenzellen des Säugetierhodens. 5. Beitrag zur Spermatologie. *Anatom. Anz.* Bd. XIII, 1897, nos 19 u. 20, p. 529-536.

— (1897, II). — Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. 7. Beitrag zur Spermatologie. *Archiv für Anat. u. Entwicklg. Anat. Abth.*, 1897. Suppl. Band, p. 192-234, Taf. IX u X, voir p. 208-209.

— (1898). — Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen. 8. Beitrag zur Spermatologie. *Ienaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, XXXI, Bd. N. F. XXIV, 1898, p. 475-524, Taf. XVIII-XX.

Bertkau (1875). — Ueber den Generationsapparat der Araneiden. Ein Beitrag zur Anatomie und Biologie derselben. *Archiv f. Naturgeschichte*, 41. Jahrg. 1. Bd. 1875, p. 235-262, Taf. VII.

Carnoy (I.-B.) (1884). — La Biologie cellulaire. Lierre et Louvain, fasc. 1, 1884, v. p. 247, fig. 111.

Cuénot (L.) (1891). — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale, 2e partie : Invertébrés. *Arch. de Zoologie expérim.*, t. IX, 1891, p. 13-90, p. 365-475, p. 593-670, pl. XV-XVIII et XXIII.

Gilson (Gustave) (1890). — Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils séricigènes. *La Cellule*, t. VI, 1890.

Hartig (Th.) (1856). — Weitere Mitteilungen das Klebermehl (Aleuron) betreffend. *Botanische Zeitung*, 1856.

Heidenhain (M.) (1892). — Ueber Kern und Protoplasma. *v. Kölliker's Festschrift*, Leipzig, 1892.

Kölliker (A. von). — *Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg*, Bd. VIII.

Korschelt (Eugen) (1889). — Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. *Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontogenie der Thiere*, Bd. IV, 1889.

1. Voir la notice déjà citée (97).

Leipoldt (Fritz.) (1893). — Das angebliche Excretionsorgan der Seeigel, untersucht an Sphaerechinus granularis und Dorocidaris papillata. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LV, 1893, p. 585-625, Taf. XXIV u. XXV.

Leitgeb (I.) (1888). — Proteinkrystalle in Zellkernen. *Mittheilungen des botanischen Institutes zu Graz*, 1888, Bd. I, p. 115.

Lenhossék (M. von) (1897). — Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. *Arch. f. Anat. u. Entwickl. — Anat. Abth.*, 1897, 1. u. 2. Heft, p. 65-85, Taf. I.

Leydig (Franz) (1857). — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt a. M. 1857.

List (Theodor) (1897). — Ueber die Entwickelung von Proteinkrystalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden. *Anat. Anzeiger*, XIV Bd. 10 déc. 1897, n° 7, p. 185-191.

Lubarsch (O.) (1896). — Ueber das Verkommen kristallinischer und kristalloider Bildungen in den Zellen des menschlichen Hodens. *Virchow's Archiv*, 1896 Bd. CXLV, p. 316.

Metchnikoff (El.) (1871). — Embryologie des Skorpions. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXI Bd., 1871, p. 204-232.

Mikosch (1890). — Ueber ein neues Vorkommen geformten Eiweisses. *Berichte der D. Bot. Gesellsch.*, Bd. VIII, p. 23.

Molisch (1885). — Ueber merkwürdig geformte Proteinkörper in den Zweigen von Epiphyllum. *Berichte der D. bot. Gesellsch.*, 1885, p. 195.

Naegeli (C.) (1862). — Ueber die aus Proteinsubstanzen bestehenden Krystalloide in der Paranuss. *Botanische Mittheilungen. Sitzungsbericht d. Königl. bayr. Akademie der Wiss.*, 1862.

Plato (I.) (1897). — Zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. *Archiv für mikr. Anat.* L. Bd. 4. Heft. 1897, p. 640-685, Taf. XXXIV.

Prenant (A.) (1897, I). — Notes cytologiques. I. Cristalloïdes dans la glandule thymique du Caméléon. *Archives d'Anat. microsc.*, publiées par E.-G. Balbiani et L. Ranvier, t. I, fasc. I, voir p. 82-100, pl. V.

— (1897, II). — Formes cristallines (cristalloïdes ou cristaux?) des matières albuminoïdes dans les tissus animaux. *Bulletin des séances de la Société des sciences de Nancy*, 9e année, n° 1, Juin 1897.

— (1897, III). — Notes cytologiques. III. Cristalloïdes intranucléaires des cellules nerveuses sympathiques chez les Mammifères. *Archives d'Anat. microsc.*, t. I, fasc. III, 10 nov. 1897, p. 366-373, pl. XV-A.

Reinke (Fr.) (1896). — Beiträge zur Histologie des Menschen. — 1. Theil. Ueber Krystalloidbildungen in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens. *Archiv f. mikr. Anat.*, XLVII Bd. 1. Heft. 1896, p. 34-44, Taf. V.

Schimper (A.-F.-W.) (1881). — Ueber die Krystallisation der eiweissartigen Substanzen. *Zeitschr. f. Krystallographie und Mineralogie*, Bd. V. 1881.

Stock (G.) (1892). — Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalle. — *Dissert.* Tübingen, 1892, et *Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, Bd. XIV.

Van Bambeke (Ch.) (1897). — L'oocyte de Pholcus phalangioides Fuessl. — Communication préliminaire, *Bull. de l'Ac. r. de Belgique*, 3e série, t. XXXIII. n° 4, avril 1897. — *Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der elften Versammlung in Gent vom 24-27 April 1897*, p. 69-78.

Wakker (1888). — Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. *Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XIX.

Zimmermann (A.) (1890-1891). — Ueber Proteinkrystalloide. Dans *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle.* — Heft 1, p. 67, Taf. II, fig. 8-35 et Heft 2, p. 112-158, Taf. III et IV.

— 1896. — Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Litteraturstudie, Iena, G. Fischer, 1896. 8.

SUR LES ENVELOPPES OVULAIRES DE QUELQUES CHRYSOMÉLIDES

Par **A. LÉCAILLON** [1]

Planche V.

Les enveloppes qui entourent l'œuf ont pour rôle principal de protéger l'embryon pendant toute la durée de sa formation. On en décrit généralement deux chez les Insectes : la *membrane vitelline* sécrétée par l'œuf lui-même et le *chorion* sécrété par les cellules épithéliales des follicules ovariens. Ce sont, en effet, les membranes les plus constantes et les mieux différenciées. Mais très fréquemment il se superpose au chorion une enveloppe dont le rôle protecteur vis-à-vis de l'embryon est loin d'être négligeable. Les espèces chez lesquelles je me propose d'étudier les enveloppes ovulaires, c'est-à-dire le *Clytra læviuscula* Ratzb., l'*Agelastica alni* L., le *Gastrophysa raphani* Herbst, le *Lina populi* L., le *Lina tremulæ* Fabr. et le *Chrysomela menthastri* Suffr., rentrent précisément dans ce cas. Je désignerai cette enveloppe supplémentaire par le nom usité d'*épichorion*, tout en faisant remarquer dès maintenant que cette expression se rapporte à des parties qui, si elles occupent la même situation par rapport à l'œuf, ne sont pas toujours homologues quant à leur origine. Elles ont d'ailleurs été jusqu'ici fort peu étudiées et leur mode de formation, comme la nature de la matière qui les constitue, sont fort mal connus. J'examinerai successivement, dans ce Mémoire, la membrane vitelline, le chorion et l'épichorion.

1. Travail fait au laboratoire d'Embryogénie comparée du Collège de France.

a. — Membrane vitelline.

La membrane vitelline n'a pas été rencontrée chez tous les Insectes étudiés. Chez certains d'entre eux, elle paraît manquer réellement; chez la Blatte, par exemple, on n'en voit aucune trace [1]. Chez les Chrysomélides étudiées ici, elle ne manque jamais; c'est une membrane très mince qui, dans les stades jeunes du développement, est intimement appliquée à la surface du contenu de l'œuf. Dans les stades plus avancés, elle est séparée du vitellus et est alors très visible sur les coupes des œufs. La nature chimique de la membrane vitelline n'a pas jusqu'ici été étudiée par les observateurs. Il y aurait cependant intérêt à la connaître, car, d'après les recherches d'un certain nombre d'embryologistes, les cellules sexuelles des Insectes semblent avoir une origine ectodermique. Or, les cellules ectodermiques paraissent précisément, chez les Arthropodes, avoir la spécialité de sécréter de la chitine. On pourrait donc penser, *a priori*, que la membrane vitelline est sans doute de nature chitineuse. Mais d'après les observations que j'ai faites pour déterminer la nature du chorion et que j'expose un peu plus loin, la membrane vitelline semble différer sensiblement de la chitine normale. On peut donc en conclure que si la chitine semble toujours être sécrétée par des cellules d'origine ectodermique, ces dernières peuvent aussi, dans certains cas, sécréter une matière autre que la chitine, bien qu'en ayant l'apparence.

b. — Chorion.

Chez les Chrysomélides dont il est question ici, le chorion existe également toujours et est très facile à mettre en évidence. Chez le *Clytra læviuscula* il est très mince, aussi mince que la membrane vitelline; il est ponctué sur sa face externe et les ponctuations font saillie sur cette face. Chez le *Lina populi*, le *Lina tremulæ*, l'*Agelastica alni* et le *Gastrophysa raphani*, il est plus développé et a de deux à trois fois l'épaisseur de la

1. D'après **Grassi**, la membrane vitelline manquerait aussi chez l'Abeille; mais en réalité elle existe comme l'a indiqué **Bütschli** en 1870 et comme j'ai pu l'observer également.

membrane vitelline. Chez le *Chrysomela menthastri*, il est encore plus développé et atteint de trois à quatre fois l'épaisseur de la membrane vitelline. Chez les cinq dernières espèces, le chorion, vu à un fort grossissement, paraît strié suivant son épaisseur.

La nature du chorion est restée jusqu'ici peu connue. On admet généralement qu'il est de nature chitineuse. Or, en 1884, **Verson** montra que chez le *Bombyx mori* le chorion de l'œuf se dissout dans la potasse même à 3 p. 100 à la température de 45°. De plus il constata qu'il contient du soufre. Or la chitine ne se dissout pas dans la potasse et ne contient pas de soufre. **Verson** conclut que le chorion se rapproche plutôt de la kératine, substance qui contient aussi du soufre et se dissout dans la potasse. **Tichomiroff**, de son côté, également en 1884, a constaté que le chorion de l'œuf du *Bombyx mori* diffère de la chitine; il propose en outre d'appeler *chorionine* la substance spéciale qui entrerait dans sa constitution. Il était par suite intéressant de comparer les propriétés de la matière constitutive du chorion d'œufs d'Insectes, autres que le *Bombyx mori*, avec celles des substances cornées et des substances chitineuses. J'ai donc fait agir sur ces diverses matières différents réactifs pris dans des conditions déterminées de concentration et de température. Les œufs sur lesquels j'ai expérimenté provenaient d'espèces appartenant aux genres : *Sialis* (Névroptères), *Pyrrhocoris* (Hémiptères), *Orgyia* (Lépidoptères), *Chrysomela*, *Lina*, *Clytra*, *Gastrophysa*, *Agelastica* (Coléoptères). Les réactifs dont l'action m'a semblé surtout nette sont : la dissolution d'hypochlorite de potasse, la solution de potasse et l'acide chlorhydrique.

1° *Action de l'hypochlorite de potasse.*

J'ai fait agir la solution concentrée d'hypochlorite de potasse sur des matières chitineuses représentées par des ailes et des élytres de Coléoptères et par des dépouilles de divers Insectes venant de muer. Tout d'abord, le liquide ne mouille pas la chitine et il n'y a pas d'action; mais peu à peu, l'imbibition se produit et bientôt il y a décoloration de la chitine. Mais, même au bout de huit jours, les substances chitineuses gardent leur

forme primitive tout en étant devenues cependant très peu consistantes. Enfin, au bout d'un temps beaucoup plus long, elles se désagrègent et finissent même par se dissoudre à peu près complètement. En réalité, il y a une altération lente de la chitine, mais cette altération ne peut être considérée comme une véritable dissolution. Si la solution d'hypochlorite, au lieu d'être saturée, est étendue de la moitié de son volume d'eau, elle agit encore de la même manière.

Sur les matières cornées (plumes, ongles, poils), l'action de l'hypochlorite de potasse est bien différente; il se produit une attaque très vive de la substance et il se dégage de nombreuses bulles gazeuses. En un temps assez court, la dissolution est complète.

Pour étudier l'action de l'hypochlorite de potasse sur la substance constitutive du chorion, j'ai fait agir ce réactif sur des chorions abandonnés par les larves au moment de l'éclosion et aussi directement sur des œufs. Dans les deux cas, j'ai obtenu les mêmes résultats, à savoir que les chorions sont à peu près inaltérés par le réactif même au bout de plusieurs jours d'action. La membrane vitelline paraît se comporter comme le chorion et rester intacte; pour m'en assurer, j'ai fait des coupes sur des œufs ayant séjourné dans la solution d'hypochlorite de potasse et j'ai pu retrouver ainsi le chorion et la membrane vitelline comme à l'état normal.

Comme on le voit, l'action de l'hypochlorite de potasse sépare nettement les matières cornées des matières chitineuses, du chorion et de la membrane vitelline; mais elle ne permet pas de distinguer ces trois dernières substances l'une de l'autre.

2° *Action de la potasse.*

A froid, la solution de potasse même concentrée ne dissout pas les matières chitineuses. Elle dissout au contraire très facilement les substances cornées. Sur les chorions, elle ne paraît guère agir dans ces conditions ou, en tout cas, elle ne produit qu'une action très lente; j'ai retrouvé en effet le chorion et la membrane vitelline sur des œufs de *Clytra* et de *Chrysomela* qui avaient séjourné

plus de vingt-quatre heures dans le réactif dont il s'agit. A chaud, au contraire, l'action est différente; tandis que la chitine continue à être inattaquée, les chorions et les membranes vitellines se dissolvent dans l'espace de quelques heures. Cette dissolution se produit très bien dans une solution à 5 p. 100, à la température de 45°. Ces faits sont conformes aux observations qu'avaient faites **Verson** et **Tichomiroff** sur le chorion des œufs de *Bombyx mori*.

L'action de la potasse sépare donc nettement d'une part les matières cornées des matières chitineuses et de la substance constituant le chorion de la membrane vitelline, et d'autre part les matières chitineuses du chorion de la membrane vitelline.

3° *Action de l'acide chlorhydrique.*

J'ai employé la solution d'acide chlorhydrique à l'état de concentration et à la température de 45°. Les matières chitineuses résistent indéfiniment, tandis que les substances cornées se dissolvent avec la plus grande facilité. Quant aux chorions et aux membranes vitellines, ils se dissolvent aussi assez rapidement. Cette action, comme celle de la potasse, sépare donc aussi nettement la chitine de la substance constituant le chorion et la membrane vitelline.

Il résulte des faits que je viens de signaler, que les matières cornées, la chitine et le chorion des œufs d'Insectes sont de nature entièrement différente; on peut donc, comme l'a fait **Tichomiroff**, appeler *chorionine* la substance qui constitue le chorion. Quant à la membrane vitelline, elle paraît s'éloigner aussi de la chitine et se rapprocher plutôt de la chorionine.

Épichorions.

Les œufs d'*Agelastica alni* sont revêtus, au moment de la ponte, d'une tunique constituée par une matière de consistance visqueuse qui se retrouve aussi, quoique moins développée, autour des œufs de *Gastrophysa raphani*, de *Lina populi* et de *Lina tremulæ*. Cette enveloppe constitue un premier type d'épichorion. Chez le *Chrysomela menthastri*, on observe aussi l'exis-

tence, autour de chaque œuf, d'une enveloppe qui, d'abord de consistance molle, durcit à l'air, tandis que chez les espèces précédentes elle reste molle indéfiniment; c'est un deuxième type d'épichorion. Mais celui-ci doit être considéré comme homologue du premier, car, comme on le verra plus loin, il a une origine semblable. Enfin, chez le *Clytra læviuscula*, il y a autour de chaque œuf une coque tout à fait différente des enveloppes qui entourent le chorion des cinq espèces précédentes et qui constitue un troisième type d'épichorion non homologue des deux premiers.

1° Épichorion de l'Agelastica alni.

La matière qui constitue cet épichorion est incolore et de consistance gluante. Elle est insoluble dans l'eau, dans l'alcool et dans l'éther; elle est donc séparée des corps gras et des résines par ces deux dernières propriétés.

Son dissolvant caractéristique est l'huile de naphte; si on met dans ce liquide une feuille d'Aulne sur laquelle sont collés les œufs provenant de la ponte d'une femelle, les œufs se séparent immédiatement de la feuille et, en outre, s'isolent les uns des autres; au bout de quelques minutes, toute l'enveloppe gluante de chaque œuf est dissoute en totalité. Cette propriété de l'huile de naphte peut être utilisée lorsqu'on veut fixer les œufs d'*Agelastica alni*. La présence de la matière gluante autour de l'œuf empêche en effet la pénétration du liquide fixateur. Si au contraire on enlève préalablement cette matière au moyen de l'huile de naphte, l'œuf se laisse pénétrer par le liquide et on peut obtenir de bonnes fixations.

La matière constitutive de l'épichorion de l'*Agelastica* n'est pas dissoute par la solution de potasse même à 10 p. 100. L'hypochlorite de potasse et l'acide chlorhydrique n'exercent pas non plus d'action sensible, du moins à froid. Ces différentes propriétés montrent que l'épichorion des œufs d'*Agelastica* est constitué par une substance spéciale, caractérisée par sa solubilité dans l'huile de naphte, différente des substances telles que la chitine, la kératine, la chorionine, la soie, et aussi des matières grasses et des matières résineuses.

Cette matière est sécrétée dans l'oviducte, spécialement par l'épithélium de la région des calices. A l'époque de la reproduction, elle remplit les conduits génitaux de la femelle. Sur les organes fixés et étudiés sur des coupes, on la trouve solidifiée et formant des réseaux à mailles inégales. L'épithélium des calices a tous les caractères d'un épithélium glandulaire. La fig. 3 de la planche V représente un lambeau d'une coupe faite dans le calice d'une femelle d'*Agelastica alni*, à l'époque de la reproduction; l'épithélium seul avec la matière qu'il sécrète ont été représentés. Comme on le voit, l'épithélium, *ep*, dont les noyaux des cellules et non les limites de celles-ci se trouvent figurés, ne présente pas de cuticule à sa surface (dans leur région terminale, les conduits évacuateurs présentent une couche chitineuse très développée), et la matière sécrétée a pris par la coagulation une forme de réseau, *re*, à mailles irrégulières.

Chez le *Gastrophysa raphani*, le *Lina populi* et le *Lina tremulæ*, on trouve autour des œufs un épichorion tout à fait semblable à celui de l'*Agelastica alni*, mais beaucoup moins épais. La matière qui le forme a tout à fait les mêmes propriétés que chez l'*Agelastica* et est caractérisée par sa solubilité dans l'huile de naphte. L'origine de cet épichorion est la même que chez l'*Agelastica*.

2° Épichorion de Chrysomela menthastri.

L'épichorion des œufs de *Chrysomela menthastri* est d'abord aussi formé d'une matière de consistance fluide; mais au contact de l'air cette substance durcit et prend une consistance sub-cartilagineuse. Les œufs adhèrent alors fortement entre eux et il faut exercer un effort notable pour les séparer les uns des autres.

Cet épichorion n'est plus, comme cela avait lieu chez les quatre espèces précédentes, constitué par une matière homogène. On y distingue deux parties : la *couche interne* qui repose directement sur le chorion et la *couche externe* qui est la plus superficielle. La couche interne est formée par un grand nombre de petits corpuscules de couleur jaunâtre, rangés les uns contre les autres. Ces corpuscules ont la forme de petits polyèdres irréguliers, allongés

dans la direction perpendiculaire à la surface de l'œuf. Leur face interne est plane et appliquée intimement contre le chorion et leur face externe plus ou moins bombée extérieurement. Quant aux faces latérales, elles sont planes ou quelquefois irrégulièrement courbes. Sur une coupe perpendiculaire à la surface de l'œuf, les corpuscules de la couche interne de l'épichorion offrent dans leur ensemble l'aspect d'une palissade ou encore d'une rangée de petites bûchettes disposées les unes contre les autres perpendiculairement à la surface de l'œuf. En vue superficielle, la couche interne de l'épichorion offre l'aspect d'une mosaïque faite par la juxtaposition de polygones irréguliers par la forme et les dimensions. Les corpuscules sont de longueur inégale, et les plus grands sont répartis sur la surface avec une régularité relative, de façon à délimiter des espaces polygonaux qu'occupent les corpuscules plus petits. La surface externe de la couche interne présente par suite un grand nombre de dépressions à contours polygonaux et légèrement concaves.

La couche externe de l'épichorion a un aspect et une structure entièrement autres que ceux de la couche interne. Elle est formée d'une matière fondamentale incolore tenant en suspension de petits granules légèrement jaunâtres et quelquefois des gouttelettes plus ou moins grosses d'une matière ayant la couleur de la substance qui constitue les corpuscules de la couche interne. Il y a manifestement identité entre ces deux substances. Les gouttelettes jaunâtres sont surtout abondantes dans la région où les épichorions adhèrent aux feuilles. L'épaisseur de l'épichorion, en raison même de la fluidité primitive de ce dernier, est variable suivant les différentes régions de la surface de l'œuf. C'est surtout par la couche externe de l'épichorion que les œufs sont soudés entre eux et s'attachent aux feuilles.

La fig. 2 de la pl. V représente un lambeau d'une coupe faite à travers les enveloppes ovulaires d'un œuf de *Chrysomela menthastri*; on voit en *vi* la membrane vitelline, en *ch* le chorion et en *epi* l'épichorion avec sa couche interne de petits corpuscules et sa couche externe d'aspect granuleux.

La couche interne de l'épichorion de *Chrysomela* est insoluble dans l'eau, dans l'alcool et dans l'éther. La couche externe se

boursoufle sous l'influence de l'eau et paraît se détacher ensuite, car sur les œufs fixés par des liquides aqueux et conservés dans l'alcool, elle est ordinairement disparue en grande partie.

La potasse à froid ne dissout pas l'épichorion; la potasse à la température de 45° le ramollit sans le dissoudre complètement. L'huile de naphte est sans action, ce qui prouve qu'au point de vue chimique, la matière constitutive de l'épichorion de *Chrysomela* diffère de celle de l'épichorion de l'*Agelastica*. L'acide chlorhydrique à la température de 45° le dissout.

Mais le *dissolvant caractéristique* est l'*hypochlorite de potasse*. Ce corps, à l'état de dissolution même étendue, se comporte vis-à-vis de l'épichorion de *Chrysomela* comme l'huile de naphte se comporte par rapport à celui de l'*Agelastica*. Ici encore on peut utiliser cette propriété lorsqu'on se propose de fixer les œufs de *Chrysomela menthastri*. En les mettant quelques instants dans une solution d'hypochlorite de potasse, l'épichorion est détruit et les liquides fixateurs peuvent ensuite pénétrer à l'intérieur.

L'origine de la matière qui constitue l'épichorion des œufs de *Chrysomela* est absolument la même que celle que j'ai indiquée précédemment pour l'*Agelastica*, le *Gastrophysa* et le *Lina*. Dans la région du calice, l'épithélium est formé de cellules à gros noyaux, à protoplasma dense et granuleux présentant des vacuoles, et n'ayant pas de cuticule sensible, tandis que dans la région des trompes, et surtout du vagin, se trouve une cuticule très développée. A l'époque de la ponte, le calice et même les trompes et le vagin sont remplis d'une matière liquide renfermant de nombreux globules jaunes de toutes dimensions. Cette matière liquide, avec les globules jaunes qu'elle contient, correspond à la substance constitutive de l'épichorion des œufs. Sur une coupe de calice dont la fig. 1, pl. V, représente une partie, on voit que la matière jaune, d'aspect huileux, forme un revêtement continu, *co*, à la surface des cellules épithéliales, *ce*, et en outre se trouve en gouttes, *g*, de dimensions très variables dans le liquide incolore qui est au centre de la cavité.

L'œuf s'entoure de la matière qui forme son épichorion dans le calice lui-même, avant de s'engager dans les trompes, comme

on peut le voir en ouvrant le calice pour en extraire les œufs qui s'y trouvent. La matière jaune qui est alors liquide et de consistance oléagineuse, recouvre directement toute la surface de l'œuf, et, par-dessus, le liquide appauvri en gouttelettes huileuses forme une couverture plus ou moins épaisse. Quand l'œuf est pondu, la solidification se fait au contact de l'air. Je ne puis dire si la couche profonde de l'épichorion est d'abord homogène et ne se divise en petites bûchettes que par une sorte de retrait qui se produirait au moment de sa solification, ou si au contraire elle est, dès le début, constituée par des gouttelettes séparées.

Quant au mécanisme de la sécrétion de la matière, je n'ai fait aucune observation à son sujet.

c. — Épichorion du Clytra læviuscula.

Dans cette espèce, il n'y a pas autour de l'œuf d'enveloppe provenant d'une substance sécrétée par l'épithélium du calice; si cette sécrétion existe, elle n'a qu'une importance négligeable. Mais il y a un épichorion de nature tout à fait différente et aussi mieux différencié et mieux construit que celui des espèces précédentes. La matière qui le constitue est fournie par une glande spéciale, très développée, qui se trouve dans la partie postérieure de l'abdomen, et que je désignerai sous le nom de *glande anale*. A cette matière d'origine glandulaire se mélangent des produits d'origine excrémentitielle qui sont réduits d'abord en particules très fines au moyen d'un appareil particulier dépendant de l'extrémité du tube digestif et que je désignerai sous le nom d'*appareil rectal*. Enfin, l'épichorion est construit avec l'aide de plaques chitineuses spéciales entourant l'orifice anal et que j'appellerai *plaques anales*. J'examinerai successivement dans la suite de ce mémoire d'abord l'épichorion en lui-même, puis les différents organes qui servent à le construire, et enfin le mécanisme de sa formation.

1° Structure de l'épichorion et nature de sa matière constituante.

L'œuf de *Clytra læviuscula*, recouvert de son épichorion, ressemble à une petite pomme de pin (pl. V, fig. 11).

C'est une petite masse ovoïde, hérissée de lamelles triangulaires soudées sur la surface par une de leurs bases et ayant le sommet opposé à cette base tourné vers le pôle postérieur de l'œuf. Les lamelles sont disposées obliquement sur la surface, de façon que leurs extrémités libres soient plus ou moins écartées de celle-ci. Si on détache ces lamelles, par exemple en raclant le contour de l'œuf avec une aiguille, la surface de la coque se montre divisée en petits losanges égaux entre eux (fig. 12) et placés très régulièrement en rangées longitudinales et en rangées transversales suivant le sens où on les considère. Ces losanges, qui sont au nombre d'une cinquantaine sur chaque coque, ont leurs faces extrêmes légèrement concaves, tandis que leurs faces internes sont planes et s'appliquent immédiatement contre le chorion de l'œuf. Les bords des différentes facettes sont soudés les uns aux autres. Le nombre des lamelles qui recouvrent la coque correspond exactement à celui des facettes losangiques; la partie libre de chaque lamelle se trouve, en effet, vis-à-vis d'une facette qui est ainsi dissimulée à l'extérieur.

Cette coque, aussitôt après sa formation, est de consistance molle, mais elle ne tarde pas à durcir au contact de l'air et présente alors une grande solidité. Comme je l'ai dit ci-dessus, elle renferme des matières excrémentitielles; mais tandis que celles-ci, prises dans le rectum, forment une matière peu cohérente, offrant des débris filamenteux et des débris de feuilles, la matière de la coque offre une structure presque homogène, d'aspect corné, et forme, en un mot, une substance très cohérente. On peut cependant l'enlever facilement au moyen de deux aiguilles. Elle a une couleur marron rappelant celle du pain d'épice; elle présente souvent, d'ailleurs, des teintes plus ou moins foncées.

Elle est inaltérable par l'eau, l'alcool et l'éther.

La potasse à 10 p. 100 à froid n'a aucune action sur elle; elle

ne la décolore même pas. A chaud, il n'y a pas d'action non plus. L'acide azotique fumant la dissout. L'hypochlorite de potasse la décolore, puis la dissout. C'est, en somme, un épichorion très résistant et peu attaquable par les réactifs.

2° Appareil constructeur de l'épichorion.

Cet appareil représente une adaptation curieuse de la partie terminale du tube digestif; il est exclusivement destiné à la construction de la coque excrémentitielle et n'existe que chez la femelle. Je n'en ai trouvé aucune trace chez le mâle. J'examinerai successivement la glande anale, l'appareil rectal et les plaques anales.

Glande anale.

Cette glande est formée par l'agglomération d'un nombre considérable de glandules unicellulaires. Elle occupe toute la partie dorsale et les parties latérales du dernier segment du corps et même déborde en avant de cet anneau comme le montre la fig. 8, pl. V, qui représente le dernier anneau du corps vu par la face dorsale. Cet anneau qui, à l'état normal, est complètement rentré à l'intérieur du corps, porte sur son bord dorsal une échancrure médiane où la chitine fait défaut et qui se trouve remplie seulement par l'hypoderme membraneux; on aperçoit, en *gl*, la glande anale qui est trop grosse pour être contenue entièrement dans le dernier segment. Cette glande coiffe l'extrémité du rectum qu'elle recouvre intimement sur sa face dorsale et sur ses parties latérales; elle est engagée plus ou moins, surtout sur ses parties latérales, dans du tissu adipeux. Chez l'Insecte vivant, elle a une couleur orangée qui la rend très visible. La coupe représentée dans la fig. 13 de la pl. V montre la disposition de la glande anale, *gl*, par rapport au rectum; on voit que, sur la région médiane dorsale, l'épaisseur de la glande est moins forte que sur les côtés, ce qui est dû à ce que l'espace laissé libre par la présence du rectum est moins grand sur la ligne médiane que sur les côtés.

Chaque cellule glandulaire a une taille énorme et présente un

noyau bien distinct et un protoplasma très lacuneux. De chaque cellule part un petit conduit de nature chitineuse (il est insoluble dans la potasse) qui vient s'ouvrir dans une sorte de poche placée derrière le rectum et s'ouvrant largement derrière l'anus. Je désignerai cette poche sous le nom de *poche anale*. La figure schématique suivante indique la position respective de l'ouverture génitale *g*, de l'anus *a* et de la poche anale *pa*; elle montre aussi la situation des glandules unicellulaires, *gu*, et leurs conduits excréteurs, *c*, venant s'ouvrir dans la partie supérieure de la poche anale.

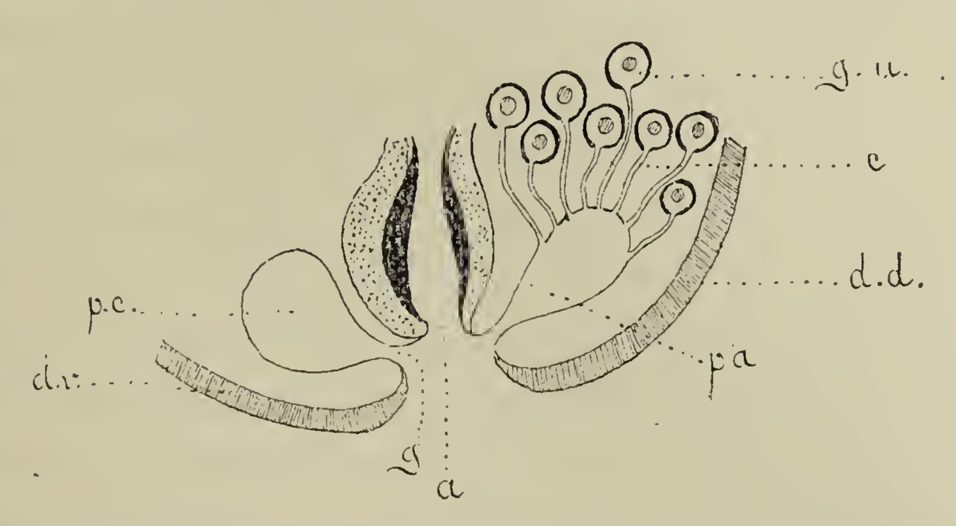


Schéma montrant la disposition de la glande anale du *Clytra lævius-cula* femelle. — *gu*, cellule glandulaire; *c*, conduit excréteur; *pa*, poche anale; *a*, ouverture anale; *g*, ouverture sexuelle; *pc*, poche copulatrice; *dd*, dernier anneau dorsal; *dv*, dernier anneau ventral.

Les glandules unicellulaires qui constituent la glande anale peuvent être considérées en réalité comme formant deux masses symétriques réunies sur la ligne médiane. La poche anale est moins profonde sur la ligne médiane que sur les parties latérales et émet ainsi deux sortes de diverticules latéraux. C'est dans ces diverticules latéraux, surtout à leur partie dorsale, que viennent déboucher les nombreux conduits glandulaires. Ceux-ci ne s'anastomosent jamais et s'ouvrent toujours isolément dans la poche anale. Il s'ensuit que ceux qui proviennent des régions éloignées de la masse glandulaire ont des dimensions relativement considérables au point de vue de la longueur. La masse glandulaire formée par l'agglomération des glandules unicellulaires est très friable, car il n'y a pas de membrane commune enveloppant ces dernières; mais elle est en plus ou moins grande partie enclavée dans du tissu adipeux.

Quant à la poche anale, elle équivaut simplement à une invagination du tégument de la région post-anale; elle est recouverte d'une cuticule chitineuse se continuant directement avec celle de la surface du corps.

Appareil rectal.

Il comprend des parties chitineuses, qui sont les *épaississements chitineux* et les *apodèmes chitineux*, et des parties musculaires.

En arrivant à quelques millimètres de l'extrémité anale, la tunique chitineuse de l'intestin présente une dilatation qui, de la forme cylindrique, la fait passer à la forme ovoïde; le calibre normal se rétablit ensuite avant l'orifice anal. Cette dilatation peut être appelée *dilatation rectale*; à son niveau, l'épaisseur de la tunique chitineuse ne reste pas ce qu'elle était plus en avant, mais elle augmente considérablement sur la face antérieure et sur la face postérieure, tandis qu'elle devient très faible sur les parties latérales. L'*épaississement antérieur* surtout est considérable et de trois à quatre fois plus fort que l'*épaississement postérieur*. La surface interne de ces épaississements n'est pas unie, mais porte des dentelures très marquées et des prolongements chitineux piliformes. Quant aux épaississements eux-mêmes, ils présentent un grand nombre de stries radiaires, les traversant complètement d'une face à l'autre. Les épaississements antérieurs et postérieurs sont formés de chitine incolore et transparente comme celle de la tunique chitineuse du reste de l'intestin; cependant leur surface interne, dans la région dentelée, est colorée en jaune rouille.

La forme de la dilatation rectale est vue, en *di*, dans les fig. 9 et 10 de la pl. V. Les épaississements chitineux antérieur et postérieur sont vus, en *epa* et *epp*, dans les coupes représentées dans les fig. 13 et 14 de la même planche. Les dentelures et les poils des surfaces internes des épaississements sont vues très grossies dans la fig. 15.

Les apodèmes chitineux sont au nombre de quatre : deux antérieurs et deux postérieurs. Ils représentent des différenciations des épaississements chitineux et sont constitués par de la chitine spéciale, de couleur particulière et sans doute aussi de dureté plus grande que celle des épaississements et de la tunique chitineuse du tube digestif. Ils sont, en effet, de couleur jaune rouille et donnent insertion à des faisceaux très développés de fibres musculaires. Vus à l'œil nu, directement sur le rectum,

ces apodèmes apparaissent comme huit lignes disposées en cercle autour de celui-ci. Pour bien voir leur disposition ainsi que leur structure et leurs relations avec la tunique interne chitineuse, j'ai fait macérer l'extrémité du rectum dans la potasse, afin d'enlever toute la partie charnue; il ne reste alors que la tunique interne chitineuse avec les apodèmes. La fig. 9 de la pl. V représente l'aspect du rectum ainsi traité par la potasse et vu par la face antérieure; la fig. 10 représente le même organe vu par la face postérieure. Comme on le voit, les deux apodèmes antérieurs sont placés symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane ventrale du rectum et les deux apodèmes dorsaux de la même façon par rapport à la ligne médiane dorsale. Dans chaque apodème antérieur, on distingue deux parties élargies séparées par un étranglement : une partie interne, *i*, et une partie externe, *e*. La partie interne a une forme à peu près rectangulaire, à angles arrondis, et dont la dimension la plus grande est dirigée suivant la direction longitudinale du rectum. La partie externe a la forme d'un éventail et présente un bord libre ondulé et des sortes de plis dirigés dans le sens radiaire; elle est rattachée à la partie interne non au milieu de celle-ci, mais plus près de son extrémité postérieure.

Dans chaque apodème postérieur, on distingue aussi deux parties : une partie interne, *i*, et une partie externe, *e*, unies ensemble par une lame transversale s'insérant sur leurs moitiés postérieures. La partie interne a à peu près la forme d'un parallélogramme allongé aussi suivant la longueur du rectum. La partie externe est allongée comme la partie interne, mais beaucoup plus étroite; son bord externe est élargi et un peu évasé en forme de coupe. La couleur foncée de ces apodèmes les distingue facilement des épaississements chitineux, mais ceux-ci sont en continuité directe avec les parties de couleur plus foncée et il y a passage graduel d'une teinte à l'autre. Cette couleur spéciale des apodèmes résiste à l'action des réactifs tels que l'eau, l'alcool, l'éther, le xylol, la potasse.

On sait que dans le tube digestif on trouve, autour de la tunique chitineuse, une couche cellulaire représentant l'hypoderme et une tunique musculaire extérieure. Au niveau de l'ap-

pareil rectal, on retrouve ces deux couches, mais la dernière présente des modifications remarquables. Ces modifications se rapportent essentiellement à l'existence de deux faisceaux musculaires transversaux très développés et en rapport avec les épaississements chitineux et avec les apodèmes (pl. V, fig. 13). Le faisceau musculaire antérieur, *ma*, surtout, est énorme et plus puissant que le faisceau postérieur, *mp*, ce qui est en rapport avec ce fait que l'épaississement chitineux antérieur est beaucoup plus développé que l'épaississement postérieur. Dans chaque faisceau, les fibres les plus internes sont forcément les plus courtes, et les fibres périphériques les plus longues. L'insertion des extrémités des fibres musculaires se fait sur toute la surface des apodèmes décrits plus haut, c'est-à-dire : les extrémités des fibres musculaires du faisceau antérieur sur les apodèmes antérieurs, et les fibres musculaires du faisceau postérieur sur les apodèmes postérieurs. Quand le faisceau musculaire antérieur se contracte, les apodèmes antérieurs s'inclinent l'un vers l'autre de façon à rapprocher leurs bords externes; il en est de même pour le faisceau postérieur. La fig. 13 montre les deux faisceaux musculaires en contraction, ce qui a pour effet de diminuer la lumière du tube digestif à ce niveau et d'amener au contact l'épaississement chitineux antérieur et l'épaississement postérieur. La lumière, *l*, du tube digestif n'existe alors pour ainsi dire plus que latéralement.

Plaques anales.

Les plaques anales sont constituées par un cercle de petites pièces chitineuses entourant l'orifice anal. A l'état normal, elles sont rentrées à l'intérieur du cloaque, et on ne les voit pas extérieurement, pas plus que l'ouverture anale, d'ailleurs. Mais si l'on comprime l'abdomen de la femelle entre les doigts, on fait saillir au dehors l'orifice anal avec les pièces qui l'entourent. Chez les Insectes conservés dans l'alcool, ces pièces se montrent également d'elles-mêmes à l'extérieur. Les plaques anales sont visibles dans la fig. 6, autour de l'anus de la femelle, immédiatement en arrière de la gouttière ventrale du dernier anneau abdominal; elles sont

représentées plus grossies dans la fig. 7. Elles sont au nombre de six et distribuées en deux demi-cercles situés l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie du corps et formés chacun d'une pièce antérieure, d'une pièce moyenne et d'une pièce postérieure. Chacune de ces parties présente une facette plane ayant une forme plus ou moins ovale ou losangique. Ces pièces chitineuses servent, tout au moins les deux pièces antérieures, *p*, à donner leur forme définitive aux lambeaux excrémentitiels qui entrent dans la constitution de l'épichorion ; je reviendrai plus loin sur leur rôle.

Construction de l'épichorion.

La femelle du *Clytra* n'entoure ses œufs de leur coque spéciale que si elle se trouve dans des conditions bien déterminées de tranquillité ; dès qu'on la dérange, elle laisse en effet tomber l'œuf dont elle est en train de fabriquer la coque et celle-ci reste inachevée. En prenant certaines précautions, on peut assez facilement, d'ailleurs, observer une femelle en train de pondre et suivre à la loupe tous les détails de la construction de l'épichorion. Mais, outre les détails que l'on peut voir parce qu'ils se passent extérieurement, certains phénomènes dont sont le siège les organes non visibles, tels que l'appareil chitineux rectal, ne peuvent être observés directement et on ne peut faire à leur sujet que de simples hypothèses. Je m'occuperai en premier lieu des faits directement observables.

Tout d'abord, la femelle qui va pondre cherche un endroit tranquille, en dehors de la plante nourricière et en dehors du voisinage immédiat de l'eau [1] ; elle se fixe alors sur un brin d'herbe ou sur une feuille, en utilisant pour cela ses deux paires de pattes antérieures, les deux pattes postérieures devant jouer un rôle actif dans la construction de la coque excrémentitielle. Elle reste alors complètement immobile dans la position qu'elle a adoptée, et, en opérant doucement, on peut arracher le brin d'herbe, le prendre à la main avec l'Insecte qu'il supporte et observer à la loupe les détails de la ponte. L'œuf sort bientôt de

1. Le *Clytra lœviuscula* vit sur les Saules qui avoisinent les cours d'eau.

l'orifice vulvaire et est saisi par les deux pattes postérieures; cette sortie se fait brusquement et non lentement. Ce sont les tarses des pattes postérieures qui servent à le maintenir; ils sont appliqués suivant le sens de sa longueur et non pas transversalement. L'œuf ainsi que les tarses qui le soutiennent latéralement sont placés en face de la gouttière ventrale qui se trouve sur l'anneau abdominal précédant immédiatement l'orifice génital et visible, en *g*, dans la fig. 5 de la pl. V. Cette gouttière semble jouer un certain rôle en empêchant l'œuf de glisser latéralement au moment où les pattes le saisissent, et ensuite quand, comme on le verra plus loin, elles le font tourner pendant la construction de la coque. Au moment de sa sortie de l'orifice génital, l'œuf est saisi et placé de telle façon que le pôle sorti le premier soit situé le plus postérieurement par rapport à l'Insecte, c'est-à-dire dans une position comparable à celle qu'il avait avant la ponte par rapport au corps de la mère. Cette remarque est importante, car elle permet de vérifier que la loi de Hallez (86) s'applique aux œufs de *Clytra*.

Aussitôt après la sortie de l'œuf commencent le dépôt de la matière excrémentitielle et l'arrangement définitif de celle-ci. Trois sortes de phénomènes se passent simultanément à ce propos et concourent à donner à l'épichorion la forme régulière et ornementée qui est représentée dans les fig. 11 et 12 de la pl. V, et que j'ai décrite plus haut : 1° un mouvement particulier, que font subir à l'œuf les pattes postérieures de l'Insecte, amène successivement chaque point de la surface du chorion au niveau de l'anus; 2° des lambeaux excrémentitiels mélangés au produit de la sécrétion de la glande anale sont déposés sur l'œuf par rangées transversales; 3° les plaques chitineuses anales donnent à ces lambeaux excrémentitiels leur forme définitive.

Le mouvement que font exécuter à l'œuf les pattes de l'Insecte peut se décomposer essentiellement en un mouvement longitudinal d'avant en arrière et en un mouvement de rotation autour de l'axe longitudinal de l'œuf. Tous les points de la surface du chorion arrivent ainsi successivement au niveau de l'anus en commençant par l'extrémité postérieure de l'œuf et en finissant par son extrémité antérieure. Le mouvement de rotation se

fait tantôt de droite à gauche, tantôt en sens inverse, et, pas plus que le mouvement de déplacement longitudinal, il n'est uniforme; il est au contraire saccadé, car il y a une période de repos pendant que les plaques anales donnent à chaque lambeau excrémentitiel sa forme définitive. Au fur et à mesure que l'œuf est recouvert sur sa région antérieure, il cesse d'être rigoureusement parallèle au corps de l'Insecte, et au moment où les derniers lambeaux de l'épichorion sont déposés sur le pôle antérieur, il est devenu perpendiculaire à l'axe du corps. Les premiers lambeaux excrémentitiels sont déposés sur le pôle postérieur de l'œuf, puis les autres sont déposés par rangées transversales successives, jusqu'à ce que le pôle antérieur lui-même soit recouvert. Les lambeaux d'une même série transversale sont contigus, mais les lambeaux de deux séries transversales consécutives sont tels que ceux de la série la plus récente recouvrent environ la moitié de ceux de la série antérieure. Dès qu'un lambeau est déposé, les pièces anales, particulièrement les deux pièces antérieures, s'appliquent fortement sur sa moitié antérieure qu'elles aplatissent sur le chorion, et qu'elles soudent en outre sur ses bords avec les lambeaux contigus déjà mis en place. A l'endroit où se sont appliquées les pièces anales, le lambeau excrémentitiel offre alors une surface concave, tandis que la région qui n'a pas été touchée reste éloignée de la surface et masque la facette du lambeau immédiatement postérieur. Cette partie libre de chaque lambeau excrémentitiel constitue les lamelles pointues qui hérissent la surface de l'épichorion.

Quel est maintenant le rôle des organes internes que j'ai décrits comme faisant partie de l'appareil constructeur de la coque spéciale, c'est-à-dire de la glande anale et de l'appareil rectal? J'admets que la glande anale sécrète une matière liquide qui se mélange aux excréments et qui entre dans la constitution des lambeaux qui servent à former l'épichorion. J'ai pour cela plusieurs raisons : d'abord, la glande anale qui est énorme chez la femelle, ne paraît pas exister même à l'état rudimentaire chez le mâle; elle est donc liée à la reproduction et, comme elle porte son produit de sécrétion à l'endroit où les lambeaux excrémentitiels apparaissent pour se déposer sur l'œuf, il est

logique d'admettre qu'elle y joint ce produit. En second lieu, la couleur de la glande, lorsqu'elle est en activité, est semblable à celle de l'épichorion, sauf qu'elle est moins foncée; cette différence s'explique par la présence, dans l'épichorion, de matières excrémentitielles de couleur noire. Enfin l'examen de l'épichorion montre que, si celui-ci renferme bien des débris excrémentitiels, il est formé en outre en très grande partie par une matière compacte, primitivement liquide, qui cimente les résidus de la digestion. D'ailleurs, il est facile d'observer que, au moment où ils sont déposés sur l'œuf, les lambeaux excrémentitiels ont une consistance fluide, indiquant la présence d'un liquide mélangé à des particules solides qui troublent sa limpidité.

Quant au rôle de l'appareil rectal, il est aussi très facile à concevoir. Les deux gros faisceaux musculaires, antérieur et postérieur, sont évidemment destinés à agir sur les apodèmes chitineux. Ceux-ci doivent se rapprocher sous l'action des muscles, ce qui contribue à changer la courbure normale de la tunique chitineuse, de façon que sa surface interne devienne convexe et sa surface externe concave. De plus, comme les parties latérales de la tunique chitineuse sont très minces, par rapport à la partie antérieure et à la partie postérieure, ces deux dernières parties doivent se rapprocher l'une de l'autre, sur la ligne médiane. C'est en effet ce qui se produit et ce que montre la fig. 13 de la pl. V, qui provient d'une coupe faite à travers l'appareil rectal et la glande anale; le liquide fixateur avait sans doute produit la contraction des muscles antérieur et postérieur, et ceux-ci étaient ainsi restés dans cette position. Il est donc logique d'admettre que pendant la ponte, à la volonté de l'Insecte, les muscles antérieur et postérieur peuvent se contracter et écraser, grâce aux dentelures des épaississements chitineux, les débris excrémentitiels qui arrivent à ce niveau. Ils peuvent ainsi en faire une pâte qui s'imbibe en outre, au moment de son passage devant l'anus, avec le liquide sécrété par la glande anale. L'examen microscopique de la matière constitutive de l'épichorion montre que les débris excrémentitiels ne s'y trouvent pas sous forme de débris de feuilles et de vaisseaux comme dans les excréments normaux, mais ont été réduits en fines

particules. Quand la femelle, dérangée pendant la ponte, ne construit qu'un épichorion rudimentaire au pôle postérieur de l'œuf, on trouve au contraire, fréquemment, dans la coque incomplète, des lambeaux entiers de feuilles comme dans les excréments normaux. On peut en conclure que, dans ces circonstances défavorables, l'appareil rectal n'a pas fonctionné comme dans les conditions normales.

Considérations générales sur les épichorions.

D'après ce qui précède, les enveloppes que j'ai désignées sous le nom d'épichorions peuvent se rapporter, chez les Chrysomélides étudiées ici, à deux catégories bien distinctes.

L'une d'elles comprend les épichorions de *Chrysomela menthastri*, d'*Agelastica alni*, de *Gastrophysa raphani*, de *Lina populi* et de *Lina tremulæ*, et l'autre celui de *Clytra læviuscula*. Comme je l'ai dit plus haut, ces enveloppes ont été jusqu'ici peu étudiées; cependant, leur présence est connue depuis longtemps.

1° Pour ce qui est des épichorions de la première catégorie, divers observateurs ont signalé l'existence d'une sécrétion spéciale chargée d'envelopper les œufs au moment de la ponte. Ainsi, en 1824, **Léon Dufour** (24) admit qu'il existe, chez les Coléoptères femelles, « une glande sébacée d'une structure diversement compliquée, insérée à l'origine de l'oviducte et destinée à fournir une humeur propre à lubréfier ou à enduire les œufs à l'époque de la ponte ». Cette glande sébacée, d'après **Léon Dufour**, « lubréfie les œufs et l'intérieur de l'oviducte et rend la ponte facile » ; elle fournit peut-être, d'après lui, une sorte de vernis qui enveloppe les œufs et les « met à l'abri de l'influence de l'air et de l'humidité et leur donne la faculté de conserver le germe vital jusqu'au moment où ils doivent éclore ». Mais, comme on le sait, la glande sébacée de **Léon Dufour** n'est autre chose que la glande annexe du réceptable séminal, et elle ne remplit pas du tout le rôle que lui attribuait cet auteur. En 1842, **Kölliker** (42), en parlant des œufs d'une Chrysomélide, le *Donacia crassipes*, qu'il trouva sur les feuilles du Nénuphar blanc du lac de Zurich, dit que chaque œuf « velamento mucoso tenaci

involutum est, quod cum adjacentibus arcte sit oppositum, quadrati longiusculi formam assumit ». En 1847, **Stein** (47) dans son ouvrage sur les organes génitaux femelles des Coléoptères, remarqua que les conduits génitaux contiennent souvent un liquide abondant. Il émit l'idée que ce liquide peut servir à enduire les œufs et peut être sécrété en des points divers des conduits évacuateurs. Il s'exprime à ce sujet de la manière suivante : « Ohne Zweifel sondert die Zellenschicht der Eierleiter und des Eiergangs eine Flüssigkeit ab, die die Epithelialhaut durchdringt, um ihre innere Fläche schlüpfrig zu erhalten. — Den Eierkelch, so wie auch die Eierleiter und den Eiergang traf ich bisweilen mit einer durchsichtigen gefärbten, ölartigen Flüssigkeit angefüllt z. b., bei *Phaedon cochleariæ* und *Galeruca tanaceti*, wo die Flüssigkeit bernsteingelb ist. *Wahrscheinlich wird diese Flüssigkeit von der Zellenschicht abgesondert; doch habe ich den Inhalt der Zellen darauf noch nicht genauer untersucht.* Da die Eier der genannten Thiere an den Blättern der Pflanzen angeklebt getroffen werden, von deren Parenchym die ausschlüpfende Larve lebt so könnte jene Flüssigkeit die Eigenschaft haben, an der Luft zu erhärten und als Anheftungsmittel für die Eier zu dienen. » Comme on le voit, bien que n'étant pas absolument affirmatif, **Stein** attribue la présence du liquide contenu dans les voies génitales des Coléoptères femelles à la sécrétion de l'épithélium qui les recouvre et suppose que ce liquide sert à envelopper et à fixer les œufs aux feuilles. Il faut remarquer d'ailleurs que, d'après les recherches de **Léon Dufour** et de **Stein**, les conduits génitaux femelles des Coléoptères présentent rarement des glandes annexes accessoires, et que quand celles-ci existent, comme par exemple chez les Hydrophilides et chez les Cassides, elles donnent naissance à des produits qui forment non plus une tunique propre à chaque œuf, mais une enveloppe générale pour l'ensemble des œufs. Mais, dans les autres ordres d'Insectes, les glandes annexes des conduits génitaux femelles paraissent beaucoup plus fréquentes que chez les Coléoptères. C'est ce que l'on peut voir en consultant le travail de **Léon Dufour** (34) sur l'anatomie et la physiologie des Orthoptères, des Hyménoptères et des

Névroptères. Malheureusement, dans ce dernier travail, l'auteur distingue les glandes sébifiques et les glandes sérifiques et attribue aux premières la sécrétion de la matière qui enduit les œufs au moment de la ponte, tandis que c'est aux secondes qu'il devrait l'attribuer. Quelquefois même, il paraît confondre, si l'on s'en rapporte à ses figures, les deux sortes de glandes, et appeler sébifiques les glandes qui, d'après sa nomenclature, devraient s'appeler sérifiques. Quoi qu'il en soit, la matière fluide qui doit former un épichorion aux œufs paraît pouvoir provenir, chez les Insectes, soit de l'épithélium des conduits génitaux femelles, soit de glandes spéciales annexées aux conduits génitaux. En ce qui concerne les Coléoptères et particulièrement les Chrysomélides, mes observations sont donc complètement d'accord avec les idées de **Stein**. Mais, comme on l'a vu plus haut, il est bien difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser la nature chimique de ces sécrétions spéciales. Chez les cinq espèces où je les ai observées, les unes sont caractérisées par leur solubilité dans l'huile de naphte et les autres par leur solubilité dans l'hypochlorite de potasse.

2° Quant aux épichorions d'origine excrémentitielle, ils étaient restés jusqu'ici peu connus. On sait depuis fort longtemps que les larves de certains Insectes habitent des tubes qu'elles construisent avec des matériaux très variés, et qui servent à les abriter contre les dangers auxquels elles sont exposées. Les larves de Phryganes se fabriquent un tube ouvert aux deux bouts, avec du gravier ou de petites coquilles; les larves de Teignes se fabriquent une coque tubulaire avec des débris divers. Beaucoup de larves de Chrysomélides sont également tubicoles, particulièrement celles qui appartiennent aux sous-familles des Clytrides et des Cryptocéphalides. On crut longtemps que ces tubes de larves de Chrysomélides étaient construits avec des matières terreuses. En 1827, **Gené** (39) découvrit qu'ils étaient en réalité fabriqués par les larves avec leurs excréments. Le même auteur découvrit en même temps que les femelles de Clytres et de Cryptocéphales entourent leurs œufs, au moment de la ponte, d'une coque d'origine excrémentitielle. Cette coque ovulaire constitue ensuite le premier rudiment du tube larvaire.

Les renseignements donnés à ce sujet par **Gené** sont d'ailleurs extrêmement brefs et très incomplets ; beaucoup, même, semblent provenir d'observations tout au moins mal interprétées. Ainsi, au sujet du Cryptocéphale à douze points, **Gené** dit que la ponte d'un œuf dure au moins six heures, et que la femelle mange des feuilles à plusieurs reprises, sans doute, dit-il, pour se procurer des matériaux nécessaires à la construction de la coque ovulaire. Ce fait est difficilement admissible, car la matière première nécessaire à la construction de la coque n'a pas besoin d'être aussi abondante. D'ailleurs, comme je l'ai dit précédemment, la ponte d'un œuf ne dure que douze minutes chez le *Clytra læviuscula* et, de plus, un certain nombre d'œufs peuvent être pondus sans que la femelle éprouve le besoin de manger.

D'autres Insectes que les Clytrides et les Cryptocéphalides paraissent aussi entourer plus ou moins leurs œufs de matériaux excrémentitiels. Ainsi, d'après **Léon Dufour** (24), la *Cassida viridis* dissimule souvent la masse entière des œufs qu'elle vient de pondre sous une matière noirâtre d'origine excrémentitielle.

D'après **Lespès** (66), certains Gribouris, dont les larves vivent dans les fourmilières, entourent aussi leurs œufs de matériaux excrémentitiels, et les larves elles-mêmes continuent à se constituer une coque protectrice de même nature : « La femelle, dit **Lespès**, laisse tomber ses œufs dans une fourmilière, du haut de l'arbuste sur lequel elle est exposée, mais elle les enveloppe d'abord de ses excréments. La larve conserve ces habitudes sordides ; avec les mêmes matériaux, elle forme une coque qui ressemble à un dé à coudre. » Il convient de faire observer à ce sujet qu'il est peu probable que les femelles recherchent les fourmilières pour y déposer leurs œufs. Chez le *Clytra læviuscula*, la femelle pond à un endroit quelconque ; ce sont les larves elles-mêmes qui se déplacent pour trouver ensuite l'habitat qui leur convient. Il faut enfin remarquer que tous les Insectes dont il s'agit ici appartiennent à la famille des Chrysomélides ; cette famille paraît donc posséder, chez les Insectes, le monopole de ce moyen protecteur singulier.

Quant à l'appareil si curieux qui sert à construire la coque

excrémentitielle et à la présence d'une glande prenant une part importante à la formation de cette coque, aucun auteur ne paraît en avoir parlé jusqu'ici. **Lacordaire** (45), dans son traité sur les Coléoptères phytophages, dit que, chez les Clytrides femelles, l'orifice génital est protégé par *quatre pièces cornées*. Il y a là, sans aucun doute, une allusion aux parties que j'ai décrites comme « pièces anales ». Cette indication — inexacte d'ailleurs — est tout ce que j'ai pu trouver dans les travaux antérieurs relativement à l'appareil constructeur de la coque excrémentitielle des Clytrides.

Il résulte des faits précédents qu'il y a chez les Insectes un procédé de protection qui s'exerce au moyen de matériaux excrémentitiels. Ces matériaux agissent d'abord mécaniquement pour préserver les larves ou les œufs qu'ils entourent; ils agissent aussi par mimétisme en dissimulant les êtres qu'ils protègent, car ils ont une couleur foncée, tandis que les œufs de *Clytra*, par exemple, ont une couleur jaune très visible. Ils agissent enfin par leur nature excrémentitielle elle-même, celle-ci contribuant à détourner les animaux qui pourraient faire leur nourriture des œufs ou des larves qui n'auraient pas ce moyen de protection. Chez le *Clytra læviuscula*, les membranes ovulaires sont très minces, à l'exception de l'épichorion; si ce dernier n'existait pas, l'œuf se trouverait insuffisamment protégé et l'espèce n'aurait pu persister sans qu'il survienne en même temps un accroissement dans l'épaisseur du chorion.

Le procédé de protection par la matière excrémentitielle peut être considéré comme un procédé bien spécial, différant complètement de celui dans lequel les larves d'Insectes ramassent, dans le milieu ambiant, des débris divers pour s'en faire un tube protecteur. On peut donner le nom de *scatoconques* (σκατός, excréments, κόγχη, coquille) aux enveloppes d'origine excrémentitielle et celui de *péloconques* (πηλός, boue, terre) aux enveloppes faites au moyen de débris divers ramassés dans le milieu ambiant. On doit distinguer alors les *scatoconques larvaires* construites par les larves autour de leur propre corps et les *scatoconques ovulaires* construites par la mère autour de ses œufs.

Gené (39), dans son mémoire sur les coques excrémentitielles, fait remarquer avec raison qu'il y a des degrés divers de perfection dans la manière dont ces enveloppes protectrices sont construites par les larves. Pour lui, « cette industrie prend naissance chez les Cassides, arrive à un état plus parfait chez les Chrysomèles, se perfectionne encore chez les Cryptocéphales, et est achevée chez les Clytres. Les premières ne font avec leurs excréments qu'un parasol soutenu et compris entre deux appendices, attaché au bout de l'abdomen, mobile à la volonté de l'animal, et couvrant son dos ou le laissant à nu. Les Chrysomèles appliquent leurs excréments contre leurs corps, de manière à en entourer le dos et les flancs; mais c'est peu solide et peu régulier. Les Cryptocéphales et les Clytres se construisent avec ces excréments un fourreau complet, solide, régulier, portatif, protégeant d'abord la larve puis la nymphe. Mais les Clytres travaillent leur fourreau avec plus de talent. » Pour Gené, les scatoconques larvaires des Clytres représenteraient donc le plus grand perfectionnement que le procédé de protection par la matière excrémentitielle ait atteint.

Cependant, il est probable qu'il n'en est pas ainsi, et les scatoconques ovulaires paraissent être, au contraire, plus parfaites que les scatoconques larvaires. Les secondes paraissent être beaucoup plus répandues que les premières, car tous les Insectes dont la larve se construit une coque excrémentitielle n'entourent pas leurs œufs d'une enveloppe analogue; elles sont souvent en outre très rudimentaires. Les scatoconques ovulaires, au contraire, paraissent n'exister que chez les espèces où il y a déjà une coque larvaire et même que chez les espèces où cette coque larvaire est déjà assez perfectionnée. Chez les Cassides, il est vrai, où il y a une scatoconque larvaire très rudimentaire, les œufs sont aussi protégés par des matières excrémentitielles formant un manteau peu perfectionné; mais ce manteau peut à peine être considéré comme organe susceptible d'être classé parmi les coques excrémentitielles, car il n'enveloppe pas chaque œuf en particulier et est sans doute plutôt accidentel que constant. Chez les Cassides, l'ensemble des œufs est protégé par une coque commune qui n'est pas d'origine excrémentitielle, et c'est

cette coque commune qui est quelquefois plus ou moins dissimulée sous des matières stercoraires. Mais quand il y a une scatoconque bien individualisée autour de chaque œuf, elle est plus parfaite que la scatoconque que se construit la larve. Il est d'ailleurs logique qu'il en soit ainsi, puisque dans le premier cas, c'est l'Insecte adulte qui fabrique la coque, tandis que dans le second cas, c'est la larve, c'est-à-dire un être moins perfectionné. Si l'on prend comme exemple le *Clytra læviuscula*, on a vu plus haut que la scatoconque ovulaire présente des caractères de perfection indéniables : elle est ornementée d'une façon élégante et elle est constituée par des matières excrémentitielles non pas brutes, mais mélangées avec un liquide agglutinant, et broyées au préalable au moyen d'un appareil spécial assez perfectionné. Dès que la jeune larve commence à construire elle-même sa coque, en déposant autour de l'ouverture de celle qui a servi à l'embryon des matériaux nouveaux, l'architecture de la coque change brusquement et accuse une perfection beaucoup moins grande. Cette coque larvaire, qui se greffe ainsi sur la scatoconque ovulaire, ne présente plus comme ornement que de simples crêtes longitudinales, et peut-être est-elle formée simplement d'excréments bruts et non mélangés avec un produit spécialement sécrété *ad hoc*. Je fais toutefois des réserves pour ce dernier point, car je n'ai pas étudié d'assez près la scatoconque larvaire pour me prononcer nettement à ce sujet. Quoi qu'il en soit, je considère les coques excrémentitielles larvaires comme moins parfaites que les coques ovulaires et je m'en tiendrai, relativement à ce mode de protection singulier, à ce que j'écrivais en 1896 [1] : « En résumé, certains Insectes sont protégés pendant une partie de leur vie par une coque de nature excrémentitielle ou *scatoconque*. Celle-ci est *larvaire*, quand elle est fabriquée par la larve elle-même; elle est *ovulaire*, quand la mère la construit elle-même autour de chacun de ses œufs. La scatoconque est apparue chez les Insectes sous forme de scatoconque larvaire très imparfaite, puis elle s'est perfectionnée peu à peu. Ensuite, chez les Insectes ayant déjà une sca-

1. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie* (séance du 16 mai 1896).

toconque larvaire complète, est apparue une scatoconque ovulaire. C'est précisément le cas du *Clytra quadripunctata* [1]; là, la scatoconque larvaire est complète et la scatoconque ovulaire bien construite et parfaitement ornementée. Les Insectes ainsi munis de deux scatoconques sont pendant presque toute leur existence protégés par leur enveloppe excrémentitielle : l'embryon s'y développe, la larve y grandit, les métamorphoses s'y font; seule, la courte période d'existence ailée se passe en dehors de cet abri protecteur. »

Bibliographie.

24. Dufour (Léon). — Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes Coléoptères. *Ann. des sc. nat.*, 1824-25-26.
34. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères, 1834.
39. Gené. — Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Cryptocéphales et des Clytres. *Ann. des sc. nat.*, t. XX, 1839.
86. Hallez (P.). — Sur la loi de l'orientation de l'embryon chez les Insectes. *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. CIII, 1886.
42. Kölliker. — Observationes de prima Insectorum genesi. Turin, 1842.
45. Lacordaire. — Monographie des Coléoptères subpentamères de la famille des Phytophages. Paris, 1845-48.
66. Lespès. — Les Fourmis. *Rev. sc.*, 17 mars 1866.
47. Stein. — Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. Berlin, 1847.

Explication de la planche V.

Fig. 1. — Lambeau d'une coupe faite dans le calice d'une femelle de *Chrysomela menthastri*. (L'épithélium et la matière sécrétée ont été seuls représentés.) — *ce*, épithélium du calice; *co*, matière sécrétée par l'épithélium et devant constituer la couche interne de l'épichorion de l'œuf; *g*, goutte isolée de même nature que la matière précédente; *cd*, matière sécrétée devant former la couche externe de l'épichorion; *v*, vacuole. Gross. 430.

Fig. 2. — Coupe faite au travers des membranes ovulaires d'un œuf de *Chrysomela menthastri*. — *vi*, membrane vitelline; *ch*, chorion de l'œuf; *epi*, épichorion avec sa couche interne et sa couche externe. Gross. 430.

Fig. 3. — Lambeau d'une coupe faite au travers du calice d'une femelle d'*Agelastica alni* (l'épithélium et la matière sécrétée seuls ont été figurés). — *ep*, épithélium; *re*, réseau formé par la matière sécrétée coagulée. Gross. 430.

1. L'espèce que j'avais désignée ainsi en 1896 est le *Clytra lœviuscula* Ratzb.

Fig. 4. — Œuf de *Clytra læviuscula* privé de sa scatoconque.

Fig. 5. — Extrémité abdominale d'un mâle de *Clytra læviuscula*, vue par la face ventrale. — *d*, dépression de l'anneau situé au devant de l'ouverture anale.

Fig. 6. — Extrémité abdominale d'une femelle de *Clytra læviuscula*, vue par la face ventrale. — *g*, gouttière qui correspond à la dépression du mâle; *an*, ouverture anale entourée des pièces chitineuses anales.

Fig. 7. — Pièces chitineuses anales très grossies. — *p*, pièce antérieure; *p'*, pièce moyenne; *p''*, pièce postérieure.

Fig. 8. — Extrémité postérieure de l'abdomen d'une femelle de *Clytra læviuscula*, disposée pour montrer la situation de la glande anale. — *gl*, glande anale; *tg*, tube digestif; *an*, dernier anneau abdominal.

Fig. 9. — Extrémité postérieure du tube digestif d'une femelle de *Clytra læviuscula*. Cette extrémité, qui est vue par la face antérieure, a été traitée par la potasse de manière à laisser seulement la tunique chitineuse et ses annexes. — *di*, dilatation de la tunique chitineuse; *i*, partie interne de l'apodème chitineux antérieur; *e*, partie externe de l'apodème chitineux antérieur.

Fig. 10. — Même objet que dans la fig. 9, mais vu par la face postérieure. — *di*, dilatation de la tunique chitineuse; *i*, partie interne de l'apodème chitineux postérieur; *e*, partie externe de l'apodème chitineux postérieur.

Fig. 11. — Œuf de *Clytra læviuscula* recouvert de son épichorion (scatoconque ovulaire). — *a*, extrémité antérieure de l'œuf; *p*, extrémité postérieure.

Fig. 12. — Œuf de *Clytra læviuscula* dont l'épichorion a été débarrassé des lamelles qui sont à sa surface.

Fig. 13. — Coupe transversale pratiquée à travers l'extrémité du tube digestif de la femelle du *Clytra læviuscula*, au niveau de la glande anale et de l'appareil chitineux rectal. — *gl*, glande anale; *mp*, muscle postérieur; *epp*, épaississement chitineux postérieur; *l*, lumière du tube digestif; *epa*, épaississement chitineux antérieur; *ma*, muscle antérieur.

Fig. 14. — Coupe longitudinale de la tunique chitineuse rectale, au niveau des épaississements chitineux. — *epa*, épaississement antérieur; *epp*, épaississement postérieur.

Fig. 15. — Portion interne d'un épaississement chitineux, montrant les dents chitineuses et leurs prolongements piliformes.

Fig. 16. — Larve de *Clytra læviuscula* âgée de deux mois. — *so*, scatoconque provenant de la coque primitive de l'œuf; *sl*, scatoconque construite par la larve sur la coque primitive provenant de l'œuf.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE QUELQUES CHRYSOMÉLIDES[1]

Par **A. LÉCAILLON**

PLANCHE VI.

Les faits dont je m'occupe dans le présent mémoire se rapportent au développement embryonnaire de quelques espèces faisant partie de la famille des Chrysomélides. Ces espèces sont :

Clytra læviuscula Ratzb., *Gastrophysa raphani* Herbst, *Chrysomela menthastri* Suffr., *Lina populi* L., *Lina tremulæ* Fabr., *Agelastica alni* L.

La première espèce appartient à la tribu des Clytrines, les quatre suivantes à la tribu des Chrysomélines, et la dernière à la tribu des Galérucines. J'ai pris comme but principal de mon travail l'étude de la formation des feuillets embryonnaires et de leur évolution envisagée d'une manière générale. J'ai donc étudié spécialement tous les détails relatifs à la segmentation, à la gastrulation, à la naissance du mésoderme, à l'évolution de l'endoderme, et à la formation du tube digestif. Parmi les six espèces dont j'ai examiné le développement, il en est une qui présente des conditions particulièrement favorables pour les observations : c'est le *Clytra læviuscula*. Chez cette espèce, en effet, il est plus facile que chez les autres d'obtenir de bonnes fixations, parce que le chorion est très mince et se laisse facilement traverser par les liquides fixateurs. En outre la durée du développement est beaucoup plus longue que pour les autres espèces, ce qui permet de saisir plus facilement tous les détails de la formation de l'embryon. Les faits relatifs au *Clytra læviuscula* occupent par suite, dans mon travail, la part la plus grande.

1. Travail du laboratoire d'Embryogénie comparée au Collège de France.

Les formes que j'ai prises comme sujets d'étude n'ont jamais été observées au point de vue embryogénique, sauf le *Lina tremulæ* sur lequel **Graber** a donné quelques indications [1]. J'ai précédemment publié quelques observations sur la segmentation de l'œuf chez le *Clytra* et sur l'évolution embryonnaire des mêmes espèces que j'étudie ici. Ces observations sont reprises dans le présent mémoire et décrites avec le développement qu'elles comportent. En ce qui concerne la segmentation cependant, je me bornerai à quelques indications relatives surtout aux cinq dernières espèces que j'ai nommées plus haut. Cette question a été traitée, en effet, d'une manière assez complète dans mon mémoire sur le *Clytra* [2].

J'ai divisé mon travail en sept chapitres dans lesquels j'examine successivement les questions suivantes :

1° La partie historique.

2° La segmentation.

3° La formation de la plaque germinative et des membranes embryonnaires.

4° L'évolution de l'endoderme.

5° L'évolution de l'ectoderme.

6° L'évolution du mésoderme.

7° L'évolution générale des feuillets germinatifs chez les Insectes et la question de l'homologie des feuillets germinatifs chez les Métazoaires.

CHAPITRE I

PARTIE HISTORIQUE.

Mon intention n'est pas d'analyser complètement dans ce chapitre tous les mémoires parus sur le développement des Insectes, mais de donner une simple nomenclature des principaux d'entre eux, avec quelques extraits se rapportant aux points que je me

1. En outre, récemment, **Petrunkewitsch** (98) a étudié la formation du cœur chez l'*Agelastica alni*.

2. Contribution à l'étude des premiers phénomènes du développement embryonnaire chez les Insectes. *Arch. d'Anat. micr.*, t. I, fasc. II, 1897.

suis moi-même proposé d'examiner plus particulièrement, c'est-à-dire à la segmentation ainsi qu'à la formation et à l'évolution des feuillets germinatifs. Je reviendrai d'ailleurs dans les chapitres suivants, au fur et à mesure que je traiterai des différentes questions dont j'ai à m'occuper, sur l'opinion qu'ont eue sur ces questions les auteurs des travaux antérieurs au présent mémoire.

Les publications relatives à l'embryogénie des Insectes peuvent se rattacher à quatre périodes principales. La première, qui comprend les observations les plus anciennes, s'étend depuis le commencement de ce siècle jusqu'en 1871, date à laquelle **Kowalevsky** (71) fit paraître un mémoire intitulé : « Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden ». La deuxième va depuis 1871 jusqu'à un autre travail de **Kowalevsky** (86) paru en 1886 et ayant pour titre : « Zur embryonalen Entwickelung der Musciden ». La troisième période va de 1886 à 1895, époque où les travaux de **R. Heymons** (95, 96, 97) commencent la quatrième période ou période moderne.

A. — PREMIÈRE PÉRIODE.

Jusqu'en 1871, les observateurs se sont contentés d'étudier le développement embryonnaire au moyen de la loupe ou du microscope, mais sans pratiquer de coupes au travers de l'œuf. Lorsque le chorion est transparent, comme cela a lieu par exemple chez certaines espèces de *Chironomus*, on peut suivre en effet plus ou moins facilement, par l'examen direct, les points principaux de l'évolution de l'embryon. Si le chorion est opaque, on peut parvenir à l'enlever avec de fines aiguilles et à mettre l'embryon à découvert. Aussi, les anciens observateurs établirent-ils avec assez de précision un certain nombre de faits relatifs à l'apparition du blastoderme, à la formation des membranes embryonnaires, au développement de la bande germinative, à la naissance des appendices du corps, à la segmentation du corps, et même à certains organes internes tels que le tube digestif, l'appareil trachéen et le système nerveux. Mais il est évident que la nature intime des phénomènes du développement, comme aussi de nombreux détails

anatomiques et histologiques, ne pouvaient être parfaitement définis au moyen de l'examen direct. Cette première période n'est pour ainsi dire qu'une période préparatoire à l'étude réellement scientifique du développement embryonnaire des Insectes.

Parmi les plus anciennes publications de cette période se trouvent celles de **Herold**, qui datent du commencement de ce siècle ; mais on n'y peut guère relever de faits importants sur le développement embryonnaire proprement dit. C'est en réalité **Kölliker** (42) qui, en 1842, publia le premier mémoire important sur ce sujet. Son travail, dédié à **Henle**, a pour titre : « Observationes de prima Insectorum genesi, adjecta articulatorum evolutionis cum vertebratorum comparatione ». **Kölliker** y étudie quelques points relatifs à la structure de l'œuf, à la formation du blastoderme, à la bande germinative qu'il appelle « pars primitiva », à l'apparition des appendices, et au développement de quelques organes internes, particulièrement du tube digestif.

Les Insectes étudiés sont le *Chironomus*, le *Simulia canescens* et le *Donacia crassipes*. Cette dernière espèce qui, comme celles qui font l'objet du présent travail, appartient à la famille des Chrysomélides, est le premier Coléoptère qui ait été étudié au point de vue du développement. Trois planches sont jointes au travail de **Kölliker** et représentent les principaux changements extérieurs que subissent les embryons pendant leur formation. Quant aux considérations qui terminent le travail et qui sont relatives à la comparaison du développement des Articulés avec celui des Vertébrés, elles ne sauraient évidemment avoir aujourd'hui qu'un intérêt historique.

C'est dans ce travail que le mot blastoderme est employé pour la première fois pour désigner la couche cellulaire qui enveloppe l'œuf à la fin de la segmentation. Mais **Kölliker** ne peut expliquer l'origine de ces cellules, et il se demande si leurs noyaux proviennent de granulations vitellines ou s'ils sont sécrétés par le vitellus.

Viennent ensuite les travaux de **Leydig** sur la Blatte en 1850 et de **Ch. Robin** (52) sur la formation du blastoderme chez les Articulés en 1852. Dans ce travail, **Ch. Robin** admet que les

cellules du blastoderme se forment aux dépens du vitellus par une sorte de gemmation. Il dit aussi qu'au pôle postérieur de l'œuf, certaines cellules spéciales se montrent avant les cellules blastodermiques; il les assimila aux globules polaires des autres Invertébrés. Mais bientôt différents auteurs montrèrent qu'elles représentent au contraire les cellules sexuelles qui se différencient ainsi des autres cellules embryonnaires d'une façon très précoce.

En 1863, **Weismann** (63) publia sur le développement des Diptères un mémoire qui fait époque dans cette première période de l'histoire des travaux embryogéniques sur les Insectes. Dans ce mémoire, **Weismann** étudia le développement du *Chironomus* et de la *Musca vomitoria* d'une manière très complète, et donna quelques renseignements sur le développement du *Pulex canis*. Pour les deux premières espèces, il examina successivement la formation du blastoderme et celle du bourrelet germinatif, et suivit le développement des principaux organes tels que l'intestin, les trachées, le corps graisseux, le système nerveux, la peau, les muscles et le vaisseau dorsal.

Pour ce qui est de la segmentation et de la formation du blastoderme, **Weismann** admit qu'il se forme d'abord à la périphérie de l'œuf une couche protoplasmique spéciale ou *blastème germinatif* (Keimhautblastem), dans laquelle des noyaux apparaissent spontanément. Autour de ces noyaux, il se différencie ensuite une couche protoplasmique propre, ce qui constitue les cellules blastodermiques.

Ensuite sont à signaler les travaux de **Metchnikoff** (66), de **Brandt** (69) et de **Ganin** (70). Ces deux derniers auteurs ont étudié surtout les membranes embryonnaires, le premier chez les Libellulides et chez les Hémiptères, et le second chez les Hyménoptères et les Lépidoptères. Enfin, en 1870, **Bütschli** (70) fit paraître un mémoire sur le développement de l'Abeille.

B. — DEUXIÈME PÉRIODE.

A partir de 1871, les observateurs joignent à la méthode de l'observation directe la méthode des coupes qui seule permet

de se rendre un compte exact des phénomènes intimes du développement. C'est Kowalevsky (71) qui inaugura cette méthode et qui en outre étendit aux Insectes la notion des feuillets germinatifs établie déjà par von Baer pour les Vertébrés. En ce qui concerne les Insectes, l'auteur étudia particulièrement dans son mémoire : l'*Hydrophilus piceus* parmi les Coléoptères, l'*Apis mellifica* parmi les Hyménoptères, le *Pterophorus pentadactylus*, le *Sphinx populi* et le *Gastropacha pini* parmi les Lépidoptères. Il remarqua que le blastoderme constitue un feuillet externe, le *feuillet supérieur*, lequel donne naissance, généralement par invagination, à un *feuillet inférieur*. De celui-ci se détache plus tard un troisième feuillet, le *feuillet glandulaire intestinal* (Darmdrüsenblatt). Chacun de ces feuillets produit à son tour des organes déterminés. Ainsi, du feuillet supérieur dérivent notamment la peau et le système nerveux; du feuillet inférieur, la musculature du corps et de l'intestin; du feuillet glandulaire intestinal, l'épithélium de l'intestin moyen. Comme on le voit, avec ce travail de Kowalevsky, l'étude de l'embryologie des Insectes entre dans une phase nouvelle. Bientôt, de nombreux observateurs viendront corroborer en grande partie les découvertes de l'éminent naturaliste et préciser peu à peu la nature et la signification des détails les plus intimes de la formation de l'embryon. Pourtant, tous les auteurs n'admirent pas que l'origine du feuillet glandulaire intestinal fût telle que Kowalevsky l'indiquait, et l'étude de ce feuillet fut désormais le point sur lequel porta l'effort principal des observateurs. Ce point est resté, on peut le dire, discuté jusqu'à ce jour. Pendant cette deuxième période de l'histoire des travaux embryogéniques relatifs aux Insectes, les opinions les plus diverses furent successivement émises au sujet de ce feuillet.

Peu après le travail de Kowalevsky, à partir de 1873, parurent les travaux de Hæckel (77) sur la théorie de la Gastræa et sur la segmentation de l'œuf des divers animaux. Hæckel rechercha, dans le groupe des Arthropodes comme dans les autres groupes naturels, comment se trouve représenté le stade gastrula dans le développement embryonnaire et comment s'opère la segmentation de l'œuf. Il constata que chez les Arthro-

podes on ne retrouve nulle part, dans le développement embryonnaire, la gastrula sous sa forme pure, c'est-à-dire sous la forme d'archigastrula, mais que l'on trouve des formes gastrulaires plus ou moins modifiées, pouvant se rattacher facilement à la forme gastrulaire primitive. Chez le *Penæus* par exemple, dont **Hæckel** décrivit la segmentation et la gastrulation, il se produit une *segmentation superficielle* qui aboutit à une *periblastula*; celle-ci donne par une invagination très nette une *perigastrula*, qui diffère d'une archigastrula en ce que la cavité de segmentation est remplie par le vitellus nutritif. **Hæckel** admit que, chez beaucoup d'autres Arthropodes, particulièrement chez la majorité des Insectes, il y a aussi une segmentation superficielle et formation d'une perigastrula plus ou moins modifiée par rapport à la perigastrula typique du *Penæus*. Quant à l'œuf des Insectes, **Hæckel** le désigna comme *périblastique*; cet auteur admettait par là l'importance de la couche protoplasmique périphérique, tout comme **Weismann**, et lui attribuait le rôle principal et caractéristique dans le phénomène de la segmentation.

En 1874, **Ganin** (74), dans un mémoire sur le feuillet glandulaire intestinal des Arthropodes, émit l'opinion que ce dernier naît directement, chez la Blatte, de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur, c'est-à-dire non pas du feuillet inférieur de Kowalevsky, mais du feuillet externe.

En 1876, **Paul Mayer** (76), dans son mémoire intitulé : « Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten », s'occupa accessoirement de l'origine des feuillets germinatifs chez les Insectes. Il n'accepta pas l'opinion de **Kowalevsky**, d'après laquelle l'endoderme proviendrait du feuillet inférieur, mais admit au contraire qu'il est représenté par les « balles vitellines ». Pour lui, l'invagination blastodermique ne représente pas une cavité gastrulaire modifiée. Allant plus loin, **Paul Mayer** imagina de voir l'origine première des cellules endodermiques dans les cellules polaires décrites, en 1852, par **Robin** et dont j'ai parlé plus haut.

En 1878, **Bobretzky** (78) donna quelques renseignements intéressants sur les premiers phénomènes du développement de deux Lépidoptères, le *Porthesia chrysorrhea* et le *Pieris cratægi*.

Il remarqua qu'il y avait dans l'œuf, avant l'apparition du blastoderme, des noyaux entourés d'une couche spéciale de protoplasma. Ces noyaux se multipliaient dans l'œuf et se rendaient, toujours entourés de protoplasma, à la périphérie, pour constituer directement les cellules blastodermiques. Pour **Bobretzky** donc, il arrivait directement de véritables cellules de l'intérieur de l'œuf, et, ces cellules constituant directement le blastoderme, le rôle du « blastème germinatif », tout au moins dans ce cas, se trouvait complètement annulé. Quant aux feuillets germinatifs, **Bobretzky** voyait l'ectoderme dans l'enveloppe blastodermique, et l'endoderme dans les cellules qui restent dans l'intérieur de l'œuf après la formation du blastoderme. Il ne doutait pas que les cellules endodermiques ne finissent par constituer l'épithélium de l'intestin moyen. **Bobretzky** décrit le mésoderme comme provenant d'un épaississement ectodermique se produisant le long de la face ventrale de l'œuf, et présentant un sillon sur sa surface externe.

En 1880, parut le traité d'Embryologie de **Balfour** (80). Cet auteur donna le nom d'œufs *centrolécithes* aux œufs des Insectes; il admit que les cellules vitellines représentent l'endoderme et donnent chez tous les Trachéates l'épithélium de l'intestin moyen.

Outre les travaux précédents, on doit rattacher à cette deuxième période un certain nombre d'autres mémoires. **Tichomiroff** (82) publia, en 1882, une étude sur le développement du Ver à soie et **Korotneff** (85), en 1885, une étude sur le développement de la Taupe-grillon. Je signalerai également les travaux de **J. Nusbaum**, publiés de 1882 à 1886, et dont les plus importants sont relatifs aux conduits évacuateurs des glandes génitales des Insectes et au développement embryonnaire de la Blatte. Les conduits des glandes génitales furent en outre étudiés par **Palmen**, en 1884. La même année, **Patten** publia un travail sur le développement des Phryganides et sur celui de la Blatte, et **Witlaczil** (84) sur celui des Aphidiens. En 1884 également, **Grassi** (84) étudia le développement de l'Abeille déjà suivi par **Kowalevsky** et par **Bütschli**. **Grassi** trouva que l'intestin moyen ne se forme pas aux dépens des cellules vitellines. Cet auteur,

par suite, était à ce point de vue d'accord avec **Kowalevsky**, et en désaccord au contraire avec **Balfour**, **Bobretzky**, **P. Mayer** et la plupart des autres auteurs. Malheureusement, le mode de formation de l'intestin moyen, décrit par **Grassi**, n'est certainement pas conforme à la réalité. En 1885, **Balbiani** (85), mettant à profit la transparence de l'œuf du *Chironomus*, suivit l'évolution des cellules sexuelles chez ce type, depuis leur apparition jusqu'au moment où les organes génitaux sont constitués. Enfin, en 1886, **P. Hallez** (86) montra que l'embryon des Insectes se trouve orienté dans l'œuf comme celui-ci l'est dans l'organisme maternel, c'est-à-dire que dans l'œuf et dans l'embryon on peut distinguer une extrémité antérieure, une extrémité postérieure, une face dorsale et une face ventrale, qui correspondent chacune rigoureusement aux parties analogues de la mère. Cette loi a été vérifiée depuis dans tous les cas étudiés par les différents observateurs, et paraît par suite absolument générale.

C. — TROISIÈME PÉRIODE.

Pendant la troisième période, presque tous les auteurs sont d'accord avec **Kowalevsky** pour attribuer à la gouttière embryonnaire le caractère d'une cavité gastrulaire, et pour donner à la couche cellulaire qui en dérive, la valeur d'un *mésendoderme*. Celui-ci aurait fourni ensuite le mésoderme d'une part et l'endoderme d'autre part, comme cela se produit parfois dans d'autres groupes animaux. Dans cette conception de l'origine des feuillets embryonnaires, les cellules vitellines cessaient d'être des cellules endodermiques et étaient simplement des cellules spéciales chargées de digérer le vitellus nutritif. Comme je l'ai indiqué ci-dessus, **Grassi** (84) avait déjà observé en 1884 que, chez l'Abeille, l'intestin moyen, c'est-à-dire l'endoderme — car personne à cette époque ne pensait qu'il pût n'y avoir pas identité entre les deux — ne dérivait pas des cellules vitellines, mais se formait aux dépens du feuillet inférieur. Cette observation était par suite conforme à ce qui avait été décrit, en 1871, chez l'Hydrophile par **Kowalevsky** (71). C'est alors que ce dernier, en 1886, confirma chez les Muscides ses observations de

1871, et établit la théorie de la formation des feuillets telle que je viens de l'indiquer. Le mémoire de **Kowalevsky** (86) intitulé : « Zur embryonalen Entwicklung der Musciden » est très court et ne contient aucune figure; la Mouche seule y est étudiée. L'auteur remarque qu'il se forme, à l'intérieur, des noyaux entourés chacun d'une auréole protoplasmique, et que ces sortes de cellules se dirigent à la périphérie de l'œuf où elles se fusionnent avec le blastème germinatif, qui s'est très développé pendant le déplacement des éléments nucléés à l'intérieur de l'œuf. Il y a par conséquent, à ce moment, des noyaux disséminés dans une couche périphérique protoplasmique. Les cellules blastodermiques s'organisent ensuite et contiennent donc du protoplasma provenant de deux sources différentes. Des noyaux entourés de leur auréole protoplasmique restent à l'intérieur pour constituer les cellules vitellines.

Les mémoires parus pendant cette troisième période sont extrêmement nombreux; comme ils sont à peu près tous faits dans le même esprit que celui de **Kowalevsky**, je ne citerai que les principaux, sans même m'astreindre à un ordre chronologique rigoureux, car ils se répartissent en un espace de quelques années seulement, et en outre il arrive que certains auteurs en ont publié plusieurs pendant un laps de temps très court. De plus, je choisirai plus particulièrement ceux qui traitent d'espèces appartenant au groupe des Coléoptères et se rapprochant par suite davantage des Chrysomélides.

Blochmann (87), en 1887, dans un mémoire « sur les corpuscules directeurs chez les œufs d'Insectes », étudia les phénomènes, peu connus jusqu'à lui, qui se passent dans l'œuf lors de la formation des cellules polaires et de la fécondation. Il montra que la vésicule germinative ne disparaît pas de l'œuf, mais contribue à donner le premier noyau de segmentation. Les noyaux des cellules blastodermiques proviennent donc, d'après **Blochmann**, d'un premier noyau de segmentation formé par l'union du spermatozoïde avec ce qui reste de la vésicule germinative, après que celle-ci a donné les cellules polaires.

Vœltzkow (89), en 1888 et en 1889, publia les résultats de ses recherches sur le développement de la *Musca vomitoria* et du

Melolontha vulgaris. Cet auteur arriva à cette conclusion intéressante, à propos de l'origine du mésentéron, que celui-ci se forme comme l'avait déjà décrit Ganin en 1874, au moyen de deux épaississements qui prennent naissance aux extrémités internes du proctodæum et dusto modæum, et qui se développent vers le centre de l'œuf jusqu'à ce qu'ils aient enveloppé complètement tout le vitellus nutritif.

Graber, de 1878 à 1891, publia un grand nombre d'observations sur le développement des Insectes; je ne retiendrai ici que son mémoire de 1888 sur les membranes embryonnaires, et celui de 1889 sur l'embryogénie des Muscides et de quelques autres types. Dans le premier, Graber étudie un grand nombre d'Insectes appartenant à tous les ordres; les Coléoptères dont il s'occupe sont *Lina tremulæ*, *Hydrophilus piceus* et *Melolontha vulgaris*. Ce travail comprend 32 figures dans le texte et 8 planches. Graber y propose une nomenclature compliquée pour les membranes embryonnaires, les organes qui en dérivent, et les différentes manières d'être de ces membranes et de ces organes. Je dois dire que les recherches ultérieures n'ont pas vérifié les vues de Graber, tout au moins en ce qui concerne le rôle des membranes embryonnaires dans la formation du dos de l'embryon. Dans un second mémoire publié en 1889, Graber s'occupe surtout du développement de *Lucilia* et de *Calliphora*, et, parmi les Coléoptères, de *Lina tremulæ* et de *Melolontha vulgaris*. Ici encore, les observations de Graber ne paraissent pas avoir contribué à éclaircir beaucoup les points restés obscurs du développement embryonnaire des Insectes. Pour ce qui est de la segmentation, Graber remarque que les cellules qui apparaissent dans l'intérieur de l'œuf vont former le blastoderme sans qu'il y ait au préalable fusion de leur protoplasma avec celui d'un blastème germinatif. Quant à ce qui est de la formation de l'épithélium de l'intestin moyen, Graber dit que ses résultats sont intermédiaires à ceux de Kowalevsky et de Vœltzkow.

W. Wheeler publia de 1888 à 1893 un assez grand nombre de mémoires sur le développement des Insectes; parmi eux, je signalerai celui qui a rapport au développement de la Blatte et du *Doryphora*, cette dernière espèce appartenant,

comme on le sait, à la famille des Chrysomélides. Pour le *Doryphora*, **Wheeler** montra qu'au moment de la ponte, l'œuf était au stade de la formation du premier globule polaire. Quant à la segmentation, elle se fait par cytodiérèse et d'une manière synchronique (**Wheeler** dit isochronique) pour les différents éléments cellulaires contenus dans l'œuf. L'auteur admet complètement la théorie de **Kowalevsky** relative à la formation des feuillets embryonnaires et de la gastrula. Pour se séparer du mésendoderme, l'endoderme prendrait naissance dans deux épaississements mésendodermiques qui se trouvent l'un au niveau du proctodæum, l'autre du stomodæum. Deux bandes cellulaires antérieures et deux bandes cellulaires postérieures partiraient de ces deux épaississements et s'avanceraient à la rencontre les unes des autres. Quand la rencontre a eu lieu, il y a deux bandes longitudinales et ventrales placées de chaque côté de la ligne médiane. Ces deux bandes croissent sur toute leur longueur, ventralement et dorsalement, et finissent par faire un sac clos qui enveloppe le vitellus nutritif et constitue l'épithélium de l'intestin moyen. Quant aux cellules vitellines, elles ne représentent pas l'endoderme.

Heider (89) publia, en 1889, un travail très important sur l'Hydrophile qui a été considéré jusqu'ici comme classique. Il contient un nombre considérable de figures formant un total de 13 planches. Le développement de l'Hydrophile y est pour ainsi dire étudié d'heure en heure, depuis le commencement jusqu'à la fin. Malheureusement, l'interprétation des feuillets embryonnaires et de tous les points qui s'y rapportent est erronée comme d'ailleurs dans la plupart des travaux mentionnés précédemment, de sorte que l'importance attachée jusqu'ici à ce très remarquable ouvrage diminuera dans de notables proportions.

Enfin, plusieurs mémoires furent publiés vers la même époque par différents auteurs. Je citerai les travaux de **J. Nusbaum** (91) sur le *Meloe proscarabæus*, de **Schmidt** (89) sur le blastoderme et la bande germinative des Muscides, de **Will** (88) sur le développement de la Blatte et des Insectes en général, de **Viallanes** (90) sur la *Mantis religiosa*, de **Korotneff** (85) sur le *Gryllotalpa*, de **Karawaew** (94) sur le *Pyrrhocoris apterus*, de **Carrière** (90) sur

le *Chalicodomia muraria*, de **Tichomiroff** (90) sur le *Calandra granaria*, et de **Koulaguine** (92) sur un Hyménoptère parasite, le *Platygaster instricator*. Parmi les types étudiés dans ces différents travaux, il en est deux qui, au point de vue de la segmentation et des feuillets germinatifs, présentent un intérêt tout spécial; c'est celui des Aphides vivipares et celui des Hyménoptères parasites. Chez ces Insectes, en effet, les œufs se développent, soit dans l'organisme maternel (Aphides vivipares), soit dans le corps de certaines larves d'Insectes (Hyménoptères parasites). Le vitellus nutritif tend à disparaître, par suite, de l'œuf, et manque même parfois totalement. Il est donc intéressant de voir comment dans ce cas se produisent et la segmentation et les feuillets germinatifs. Chez les Aphides vivipares étudiés par **Will** (88), et avant lui par différents auteurs, il y a encore une certaine quantité de globules vitellins situés surtout dans la partie centrale de l'œuf, tandis qu'à la périphérie se trouve une couche de protoplasma privée de vitellus nutritif. D'après les recherches de **Will** qui sont les plus récentes, il se produit sans doute une segmentation ne différant pas essentiellement de celle des autres Insectes. Mais toutes les cellules de segmentation vont former l'enveloppe blastodermique et il se détache ensuite certaines cellules de la région postérieure du blastoderme, lesquelles cellules vont constituer les cellules vitellines. Pour **Will**, ces cellules représentent l'endoderme, et le processus qui leur donne naissance est une gastrulation. Chez les Hyménoptères parasites, étudiés surtout par **Ganin** et par **Koulaguine** (92) en 1892, le vitellus nutritif manque complètement ou presque complètement suivant les types. D'après **Koulaguine**, la segmentation se ferait aussi probablement suivant le type ordinaire, mais toutes les cellules de segmentation iraient prendre part à la formation du blastoderme, et il ne se produirait pas plus tard de cellules vitellines. Je reviendrai dans le chapitre X sur le cas des Hyménoptères parasites et sur celui des Aphides vivipares[1].

1. Récemment, **Marchal** (97) a étudié le développement de quelques Hyménoptères parasites. Cet auteur distingue l'*endoderme actuel* qui forme l'intestin moyen et considère les quelques cellules vitellines qui se produisent, tout au plus comme les restes vestigiaux (?) d'un *endoderme primitif*. Cette distinction me paraît absolument injustifiée.

D. — QUATRIÈME PÉRIODE.

La théorie émise, en 1886, par **Kowalevsky** sur la gastrulation et sur les feuillets germinatifs des Insectes était, on peut le dire, à peu près universellement acceptée, lorsque parurent les travaux de **R. Heymons** (95, 96, 97), chargé de cours et assistant à l'Institut zoologique de Berlin. Ces travaux furent publiés de 1890 à 1897, en un assez grand nombre d'opuscules, mais ils se trouvent condensés en trois publications parues en 1895, 1896 et 1897. Le travail de 1895 est le plus important des trois ; c'est pourquoi j'ai pris cette dernière date comme point terminal de la 3e période et comme point de départ de la période moderne. Les Insectes pris comme sujets d'étude appartiennent aux genres *Forficula*, *Gryllus*, *Gryllotalpa*, *Periplaneta* et *Phyllodromia*.

Tous les stades du développement et les détails de la formation de tous les organes sont étudiés avec le plus grand soin, surtout en ce qui regarde la Forficule. Un chapitre spécial relatif à la théorie des feuillets germinatifs chez les Insectes d'une part, et chez les Métazoaires d'autre part, termine le mémoire.

Dans le travail de 1896, les Insectes étudiés par **Heymons** sont des espèces appartenant aux genres : *Epitheca*, *Libellula*, *Sympetrum*, *Agrio*, *Ephemera*, *Cœnis*. Une partie du mémoire est réservée à l'étude du développement embryonnaire et une autre à l'étude anatomique des organes.

Enfin, dans le mémoire paru en 1897, le seul Insecte qui y soit étudié au point de vue embryogénique est le *Lepisma saccharina*. Mais, comme on le sait, ce type appartenant au groupe des Thysanoures présente un intérêt tout spécial, puisqu'il permet de comparer le développement des Insectes à celui des Myriapodes.

Au sujet de la segmentation, **Heymons** fait remarquer que l'on doit considérer les éléments nucléés, situés dans l'intérieur de l'œuf, comme de véritables cellules de segmentation, et non comme formant un syncytium qui contiendrait les noyaux de segmentation. Il admet d'ailleurs que lorsque ces éléments arri-

vent dans la couche protoplasmique de la périphérie, ils se fusionnent avec celle-ci, et que les cellules blastodermiques se délimitent ensuite comme **Blochmann** (87) et d'autres auteurs l'ont décrit.

Quant à la question de savoir si les cellules vitellines représentent ou non l'endoderme, **Heymons** la considère en réalité comme peu importante, car, pour lui, la disposition des cellules embryonnaires sous forme de feuillets n'a pas l'importance qu'on lui attribue d'habitude. Cependant, il constate que, si l'on veut parler de feuillets germinatifs, ce sont les cellules vitellines qui sont comparables à l'endoderme : « Bei den Insecten, dit **Heymons**, der einzige, mit dem Entoderm anderer Arthropoden allenfalls zu vergleichende Bestandteil kann in den Dotterzellen erblickt werden, welche frühzeitig schon zu Grunde gehen. »

Quant à la gastrulation admise par **Kowalevsky** (86) et par les observateurs qui suivirent, **Heymons** la combat vivement en s'appuyant surtout sur ce fait que le feuillet germinatif qui naît de cette soi-disant gastrulation ne donne nullement naissance à l'intestin moyen et par conséquent n'est pas comparable à un endoderme primaire (mésendoderme) : « Das Mitteldarmepithel hat bei den Insekten jedenfalls nichts mit der Mesodermschicht zu thun, sondern ist ektodermaler Natur, wie sich bei Orthopteren noch unmittelbar nachweisen lässt. »

Pour le mésoderme, **Heymons** admet que chez certains Insectes il se produit par une invagination ectodermique, et que chez d'autres cette invagination peut être plus ou moins masquée et même disparaître complètement. En ce qui concerne en particulier les Orthoptères étudiés par lui, **Heymons** montre que la plaque ventrale se produit par des épaississements ectodermiques primitivement distincts et qui se fusionnent sur la ligne médiane et ventrale; le mésoderme se détache de cette plaque épaissie par un processus correspondant à une invagination peu marquée.

Relativement à l'évolution ultérieure des feuillets germinatifs, **Heymons** trouve ce résultat très intéressant que chez le Lépisme les cellules vitellines forment l'épithélium de l'intestin moyen,

tandis que chez les Orthoptères proprement dits, ce sont des proliférations cellulaires partant du stomodæum et du proctodæum qui lui donnent naissance.

Malheureusement, en ce qui concerne la formation de l'intestin moyen chez le Lépisme, les observations d'**Heymons** sont très incomplètes, étant donnée surtout l'importance de la question. Chez le Lépisme en effet, d'après **Heymons**, l'intestin antérieur et l'intestin postérieur se forment bien comme chez les autres Insectes, pendant la vie embryonnaire, mais l'épithélium de l'intestin moyen ne se forme qu'après l'éclosion. Or, **Heymons** n'ayant eu à sa disposition que des larves fixées au moment même de l'éclosion ou un certain temps après, n'a pu suivre le processus complet de la formation de l'intestin moyen. Cependant, il a pu observer que les cellules vitellines, à la fin de la période embryonnaire, se disposent d'une façon spéciale le long de la couche mésodermique qui est l'ébauche de la paroi musculaire du mésentéron; elles prennent une disposition épithéliale, et quelques-unes commencent à se multiplier activement par division indirecte. En même temps, une lumière apparaît entre les cellules vitellines et forme la cavité du tube intestinal moyen. Mais l'épithélium ne s'établit définitivement que dans les premiers instants qui suivent l'éclosion. Quoi qu'il en soit, les observations d'**Heymons** sont suffisantes pour prouver que, chez le Lépisme, l'épithélium de l'intestin moyen a une origine endodermique. Les Libellulides, qui sont aussi des Insectes se rapprochant par de nombreux caractères des Insectes primitifs, se comporteraient, d'après le même auteur, comme le Lépisme. Chez les Orthoptères supérieurs au contraire, les cellules vitellines, de même que chez les autres Insectes élevés en organisation, ne prennent aucune part à la formation du tube intestinal. Pour **Heymons**, deux invaginations ectodermiques naissent d'abord, l'une en avant, l'autre en arrière de la plaque germinative; ces deux invaginations donnent d'abord naissance à l'intestin antérieur et à l'intestin postérieur, puis plus tard à l'intestin moyen. Pour cela, des épaississements cellulaires se produisent sur le fond aveugle du stomodæum et du proctodæum, et de là partent des proliférations membraniformes qui se disposent en épithé-

lium autour du vitellus et finissent par entourer complètement celui-ci. Au sujet des Orthoptères qu'il a étudiés, **Heymons** conclut donc ainsi : « Ich habe den Nachweis geführt, dass zunächst Vorder-und Enddarm sich als Ektodermeinstülpungen entwickeln, und dass weiterhin durch Auswachsen zweier vom Vorder-und Enddarm ausgehender Zellenschichten sich auch der Mitteldarm anlegt. *Bei den von mir untersuchten Insekten ist somit der ganze Darmtraktus ausschliesslich ektodermaler Natur.* » Passant ensuite en revue les divers travaux publiés sur le développement embryonnaire des Insectes, **Heymons**, malgré les résultats généralement opposés aux siens qu'ont prétendu établir ces travaux, croit pouvoir conclure que chez tous les Insectes ptérygotes[1] l'intestin moyen a une origine ectodermique.

On doit remarquer que, bien avant **Heymons**, il était nettement établi que les cellules vitellines ne forment pas l'épithélium de l'intestin moyen, et que certains auteurs avaient émis l'opinion que cet épithélium avait une origine ectodermique; mais l'auteur allemand a le mérite d'avoir établi le premier que les cellules vitellines représentent l'endoderme, et que les proliférations cellulaires de nature ectodermique qui forment l'épithélium du mésentéron ne doivent pas être considérées comme représentant l'endoderme. **Heymons** en tire cette conclusion exacte que chez les Insectes adultes (sauf les Thysanoures et les Libellulides), l'endoderme n'entre pas dans la structure du corps. Mais allant plus loin, il s'appuie sur ce fait pour faire le procès de la théorie de l'homologie des feuillets germinatifs des Métazoaires, et pour combattre l'importance que l'on attache d'ordinaire à ces feuillets. Pour **Heymons**, la similitude des procédés évolutifs chez les animaux n'indique aucune parenté entre eux : « Die Veranlassung zu den oft in so überraschender Weise übereinstimmemden Entwickelungsvorgängen ist eben lediglich in den gleichen mechanischen Ursachen zu suchen, wir sind aber nicht berechtigt, in ihnen Dokumente einer phylogenetischen Verwandtschaft zu erblicken. » Quant aux deux feuillets primi-

1. Sauf les Libellulides.

tifs, ectoderme et endoderme, que l'on décrit chez tous les Métazoaires, on ne doit, d'après **Heymons**, leur accorder aucune importance fondamentale puisque dans certains cas l'un d'eux peut faire défaut : « Man wird unmöglich den beiden primären Blättern eine grundligende Bedeutung ferner noch zuschreiben können wenn es Metazoen giebt, welche sehr wohl ohne eines dieser beiden Blätter zu existiren vermögen. » **Heymons** termine en disant que l'ontogénie ne peut pas toujours nous permettre de reconnaître la parenté des animaux, et que l'on est allé trop loin en admettant que les premiers phénomènes évolutifs ont une valeur réelle pour la compréhension de la phylogénie.

Comme on le verra dans la suite du présent travail, mes observations sur les Coléoptères m'ont conduit à admettre, avec **Heymons**, que les cellules vitellines représentent l'endoderme des Insectes et que l'épithélium de l'intestin moyen est d'origine ectodermique. Mais je suis loin de tirer de ces faits les mêmes conclusions que l'auteur allemand, et je pense que l'anomalie de l'évolution de l'endoderme des Insectes trouve son explication sans qu'il soit nécessaire de dénier aux phénomènes ontogéniques toute signification phylogénique. Comme je reviendrai longuement sur ces considérations dans un chapitre spécial, je n'en dirai rien de plus ici. J'ajouterai seulement que, bien que ne partageant pas les idées d'**Heymons** relativement aux conclusions que cet auteur a tirées de ses travaux sur les Orthoptères, je considère ses travaux comme marquant une étape très importante dans l'histoire des nombreux efforts qui ont été tentés pour apporter la lumière au milieu des phénomènes si compliqués que présente le développement des Hexapodes.

CHAPITRE II

DE LA SEGMENTATION.

Ainsi que je l'ai dit plus haut, je me bornerai à donner ici quelques indications complémentaires sur le phénomène de segmentation et je renverrai au mémoire que j'ai publié précédemment sur la segmentation de l'œuf du *Clytra læviuscula*.

Chez le *Gastrophysa raphani*, le *Chrysomela menthastri*, le *Lina populi*, le *Lina tremulæ* et l'*Agelastica alni*, il se produit une *segmentation intravitelline* telle que celle que j'ai décrite chez le *Clytra læviuscula*. Au début, il y a une première *cellule* de segmentation dans le voisinage du centre de l'œuf. J'ai observé l'existence d'un fuseau achromatique et de sphères attractives très nettes dans les cellules de segmentation de l'*Agelastica alni*. Chez les autres espèces, ces éléments existent aussi, mais ils sont plus difficiles à observer.

Les cellules sexuelles se produisent au pôle postérieur de l'œuf comme chez le *Clytra*. Chez l'*Agelastica alni* seulement, je ne les ai pas remarquées. En outre, ces cellules ne paraissent pas toujours rentrer en deçà du blastoderme, pour se placer comme chez le *Clytra*, entre le vitellus et l'enveloppe blastodermique. Elles restent au pôle postérieur de l'œuf, appliquées contre le blastoderme, mais extérieurement à celui-ci.

Vers la fin de la segmentation, les cellules périphériques de l'œuf sont déjà à distinguer très nettement des cellules qui doivent rester à l'intérieur de la masse vitelline. Ces dernières représentent en réalité déjà l'*endoderme*, tandis que les premières représentent l'*ectoderme*. Les cellules endodermiques offrent à ce moment — par conséquent presque aussitôt après leur formation — des caractères de dégénérescence. Elles se multiplient par *division directe* et quelques-unes présentent des noyaux en train de subir des phénomènes de chromatolyse. Ces faits s'observent facilement surtout chez le *Lina populi*, mais on peut les trouver aussi chez les autres espèces. Je reviendrai d'ailleurs longuement sur eux dans la suite de mon mémoire.

Avant de terminer ce chapitre il me reste à examiner la question relative à la signification du stade de développement auquel se trouve l'œuf des Insectes à la fin de la segmentation. On admet, en effet, qu'à ce moment l'embryon se trouve au stade blastula. **Hæckel** (77) désigne cette blastula, qui serait caractérisée par sa cavité remplie de vitellus nutritif, sous le nom de *periblastula*. **Roule** (86), dans son traité d'embryologie, la désigne sous le nom de *planule lécithique indirecte*. En réalité, ce stade ne représente pas une blastula, mais bien une

gastrula. En effet, comme je l'ai déjà admis plus haut, le blastoderme représente l'ectoderme, et les cellules vitellines l'endoderme. Je ne m'étendrai pas longuement ici sur les raisons pour lesquelles les cellules vitellines représentent l'endoderme; ces raisons seront mieux comprises lorsque j'aurai traité de l'évolution des feuillets germinatifs, et je reviendrai sur ce sujet dans le chapitre VII. Je me contenterai de dire ici que les cellules vitellines représentent l'endoderme parce qu'elles ont cette signification, sans doute possible, chez les Thysanoures et chez les Libellulides, où elles forment l'épithélium de l'intestin moyen. Chez les Insectes supérieurs, elles représentent encore l'endoderme bien qu'elles ne prennent plus part à la formation de l'intestin, car les éléments cellulaires qui forment l'épithélium du mésentéron ne peuvent, dans aucun cas, être considérés comme représentant l'endoderme.

A la fin de la segmentation, l'œuf des Chrysomélides et de beaucoup d'autres Insectes, soit élevés, soit inférieurs, est donc au stade gastrula. Cependant, il n'en est pas toujours ainsi; quelquefois, en effet, toutes les cellules de segmentation se rendent à la périphérie de l'œuf et il n'en reste aucune dans le vitellus. C'est ce qu'on observe, par exemple, chez le *Campodea*, d'après **Uzel** (97) chez le *Gryllotalpa*, d'après **Heymons** (95), et chez le *Mantis*, d'après **Giardina** (97). Chez ces Insectes, la fin de la segmentation correspond réellement au stade blastula, et le terme de periblastula est applicable. Ces cellules vitellines (endodermiques), et par suite la gastrula, se forment ensuite par le départ de certaines cellules qui émigrent de l'enveloppe blastodermique dans l'intérieur du vitellus. La gastrulation se forme donc chez les Insectes par deux procédés qui dérivent l'un de l'autre, d'une façon évidente. Dans le procédé le plus simple et le plus primitif, des cellules se détachent de l'enveloppe blastulaire pour constituer l'endoderme; dans le second, les cellules endodermiques ne se rendent même plus à la périphérie et restent dans le vitellus pendant la fin de la segmentation elle-même. Le second procédé, comparé au premier, offre ainsi un caractère très marqué d'abréviation.

CHAPITRE III

FORMATION DU MÉSODERME, DE LA PLAQUE GERMINATIVE ET DES ENVELOPPES EMBRYONNAIRES.

Pendant la période de quelques heures qui succède immédiatement à la segmentation, le troisième feuillet embryonnaire, c'est-à-dire le mésoderme, se forme aux dépens de l'ectoderme. Mais en même temps il se produit d'autres phénomènes donnant naissance à l'ébauche embryonnaire connue sous le nom de plaque germinative [1], et aux enveloppes désignées sous les noms de séreuse et d'amnios. La formation *simultanée* de ces diverses parties de l'embryon constitue un caractère bien marqué d'embryogénie très condensée. Comme on doit d'ailleurs s'y attendre dans un groupe tel que celui des Insectes, les caractères d'embryogénie condensée se retrouvent d'une manière très accentuée pendant toute la durée de la formation de l'embryon, soit parce que, fréquemment, de nombreux organes apparaissent simultanément, soit en outre aussi, parce que le développement de chaque organe, pris séparément, accuse des caractères d'abréviation bien nets. J'exposerai ici les résultats de mes observations qui ont été particulièrement complètes chez le *Clytra læviuscula*, et je terminerai ce chapitre par quelques remarques générales relatives surtout à la formation du mésoderme.

a. — CLYTRA LÆVIUSCULA.

Pour faciliter la compréhension des faits, je décrirai d'abord la structure de l'embryon au moment où la plaque germinative est constituée, puis j'étudierai séparément les divers phénomènes qui sont liés à sa formation, c'est-à-dire qui permettent de comprendre comment du stade blastodermique, ou mieux gastrulaire, représenté dans la fig. 15 de la pl. XI (t. I de ces Archives). l'embryon passe au stade représenté dans la fig. 7 de la pl. XI.

1. On l'appelle aussi plaque ventrale, bourrelet germinatif, bandelette primitive, etc.

Description de l'embryon au stade de la plaque germinative.

La structure de l'embryon, au stade de la plaque germinative, se déduit facilement de l'examen de la coupe longitudinale représentée par la fig. 7 de la pl. IX et de la coupe transversale représentée par la fig. 4 de la pl. VI. La première est faite suivant le plan de symétrie d'un embryon, à ce stade, et sur la ligne médiane. La seconde est faite perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'œuf et dans la région postérieure d'un embryon qui n'est pas arrivé complètement au stade de la plaque germinative, mais qui en est peu éloigné. Les différents éléments qu'offre l'embryon sont : la plaque germinative, les membranes embryonnaires, les cellules sexuelles, et le vitellus avec les éléments cellulaires qu'il renferme.

La plaque germinative a la forme d'une bande cellulaire très épaisse, placée à la surface du vitellus et s'étendant suivant le plan de symétrie de l'embryon; elle fait presque tout le tour de celui-ci, car elle n'est interrompue que de *a* en *b* (pl. IX, fig. 7), sur la région dorsale antérieure. Cette plaque est assez étroite, comme le montre la coupe transversale (pl. VI, fig. 4). D'ailleurs, sa largeur n'est pas uniforme. Vue de face, la plaque germinative montre une région antérieure ou céphalique plus élargie et à bords latéraux arrondis, une partie médiane, séparée de la partie antérieure par un rétrécissement marqué, et une partie caudale plus étroite. Cette forme de la plaque embryonnaire est bien connue chez les autres Insectes, et, comme elle ne présente ici rien de particulier, je n'y insisterai pas. J'observerai seulement qu'au moment où la plaque germinative a pris toute son extension en avant et en arrière, elle offre déjà, dans sa région antérieure et moyenne, des traces de segmentation. L'ectoderme et le mésoderme présentent, dans la partie segmentée, des épaississements alternant avec des étranglements. Dans la partie postérieure de la plaque germinative, au contraire, la segmentation n'a pas encore eu lieu. Il y a donc, dès ce moment, une différenciation de la plaque embryonnaire, mais progressant d'avant en arrière. La fig. 7 de la pl. IX montre cette différenciation précoce de la plaque germinative.

La plaque ventrale est constituée par deux couches de cellules superposées : la couche ectodermique ou couche externe, et la couche mésodermique ou interne. La première, que j'appellerai *couche ectodermique définitive*, parce qu'elle est destinée à former l'ectoderme du corps de l'embryon, comprend une seule assise de cellules très aplaties dans la direction radiale; les noyaux de ces cellules ne peuvent, par suite, se placer au même niveau, et alternent assez régulièrement d'une cellule à l'autre (pl. VI, fig. 4, *ec*).

La couche mésodermique est formée, au contraire, de cellules disposées en plusieurs assises et de forme polyédrique ou arrondie. Elle n'a pas une épaisseur uniforme dans toute son étendue, et la forme de sa section transversale diffère suivant les régions où on la considère. D'une manière générale, elle est plus épaisse dans la partie postérieure de la plaque germinative que dans sa région antérieure. En outre, sauf en arrière, comme je l'ai déjà mentionné ci-dessus, la couche mésodermique offre un commencement de segmentation tout comme la couche ectodermique qui la recouvre. Dans chaque segment, la couche mésodermique se montre épaissie sur ses bords latéraux et amincie suivant la ligne médiane.

L'amnios est une membrane cellulaire placée au-dessus de la surface externe de la plaque germinative, et unie partout au bord de la couche ectodermique dont elle forme, en quelque sorte, le prolongement. Entre l'amnios et la surface de l'ectoderme est une cavité dite *cavité amniotique*. Comme le montrent la fig. 4 de la pl. VI et la fig. 7 de la pl. IX les cellules amniotiques, *am*, sont en train de s'aplatir tangentiellement, de sorte que, sur une coupe, elles apparaîtront bientôt comme de simples lignes, sauf aux places occupées par les noyaux des cellules.

La séreuse a la forme d'un sac clos enveloppant complètement l'embryon et situé immédiatement sous la membrane vitelline. Elle est formée de cellules ayant les mêmes caractères que celles qui constituent l'amnios, mais déjà plus aplaties qu'elles.

Les cellules sexuelles qui, à la fin de la segmentation (pl. XI, fig. 15, t. I de ces Archives) se trouvaient au pôle postérieur de l'œuf, sont maintenant appliquées contre l'extrémité postérieure

et interne de la plaque germinative; elles sont entre celle-ci et le vitellus, pas exactement à l'extrémité elle-même, mais un peu en deçà. Elles sont un peu disséminées contre le mésoderme et souvent difficiles à distinguer des cellules mésodermiques, auxquelles elles sont parfois plus ou moins mélangées. Elles sont représentées en *gn* dans la fig. 7 de la pl. IX.

Les caractères du vitellus nutritif ont peu changé depuis la fin de la segmentation. Les cellules vitellines (endodermiques) qu'il renferme se trouvent encore disséminées dans toute la masse vitelline. Cependant elles sont plus abondantes dans le voisinage de la plaque germinative que dans les autres régions de l'œuf. En outre, on trouve, dans le vitellus, des éléments en voie de dégénérescence semblables à ceux que j'ai signalés dans le chapitre précédent, à la fin de la période de segmentation elle-même.

Phénomènes qui se passent depuis la fin de la segmentation jusqu'au stade de la plaque germinative.

Au point de vue chronologique, il y a à distinguer : une première période pendant laquelle une différenciation sur place de l'ectoderme donne naissance à trois bandes cellulaires spéciales et à une zone particulière de cellules aplaties, et une deuxième période pendant laquelle se forment simultanément les deux couches de la plaque embryonnaire, ainsi que la séreuse et l'amnios.

Première période. — Différenciation ectodermique.

Au moment où la segmentation est terminée, toutes les cellules ectodermiques, comme le montre la fig. 15 de la pl. XI (t. I de ces Archives), ont la même forme et les mêmes dimensions et ne se distinguent l'une de l'autre par aucun caractère. Mais bientôt les cellules de la région dorsale de l'embryon commencent à s'allonger dans le sens tangentiel, tandis que celles de la région ventrale se rapprochent les unes des autres et s'allongent dans le sens radial. C'est ce que montre la coupe longitudinale représentée par la fig. 8 de la pl. VI. Mais ce changement de

forme des cellules ectodermiques n'est pas aussi simple qu'on pourrait le supposer d'après les descriptions qu'en ont faites la plupart des auteurs chez différents Insectes. On peut distinguer, comme le montre la coupe transversale représentée dans la fig. 1 de la pl. VI, trois bandes longitudinales de concentration cellulaire : une première bande, *m*, située sur la ligne médiane ventrale, et deux autres bandes, *l*, parallèles à la première et situées l'une à sa droite et l'autre à sa gauche. Les deux bandes latérales sont beaucoup plus larges que la bande médiane, surtout au début. Elles occupent d'abord, en effet, de chaque côté, une grande partie de la région ventro-latérale de l'embryon; mais peu à peu elles diminuent de largeur tout en se rapprochant de la ligne médiane ventrale, à mesure que la bande médiane elle-même diminue de largeur. Entre la bande médiane et chacune des deux bandes latérales la démarcation est faite par quelques cellules, *f*, placées en deux ou trois files longitudinales, et qui restent plus arrondies que les cellules voisines, aussi bien celles de la bande médiane que celles des bandes latérales. La concentration cellulaire est plus rapide dans la bande médiane que dans les bandes latérales, parce que la première est moins large et reste pour ainsi dire en place, de sorte que les cellules qui la forment ont un déplacement moins grand à subir. Ainsi, dans la fig. 1 de la pl. VI, les cellules de la bande médiane sont plus aplaties que celles des bandes latérales, et leurs noyaux, ne pouvant se mettre au même niveau, sont placés assez régulièrement à des niveaux alternativement plus extérieurs et plus intérieurs, tandis que dans les bandes latérales, les noyaux des cellules sont encore au même niveau. Plus tard, les noyaux des cellules des bandes latérales prendront d'ailleurs la même position, les uns par rapport aux autres, que ceux de la bande médiane.

Tout le reste de la surface de l'œuf qui n'est pas occupé par les trois bandes de concentration cellulaire est revêtu par des cellules qui s'allongent de plus en plus dans le sens tangentiel; le passage entre cette région et les bandes latérales ou médianes se fait par transition plus ou moins insensible, comme le montrent les fig. 1, 2 et 3 de la pl. VI, et les fig. 8 et 9 de la

même planche. Quand la différenciation ectodermique est achevée, les bandes latérales et la bande médiane n'occupent pas toute la longueur de la face ventrale de l'œuf; en arrière, elles vont jusqu'au pôle postérieur, au niveau des cellules sexuelles qui sont restées à peu près stationnaires depuis la fin de la segmentation; en avant, elles s'arrêtent un peu avant d'atteindre l'extrémité antérieure de l'œuf. C'est ce que montre la fig. 9 de la pl. VI. De plus, en arrière, les trois bandes cessent d'être aussi distinctes l'une de l'autre que dans la région équatoriale de l'œuf; contrairement à ce qui se passe dans cette région, elles sont pour ainsi dire fusionnées en un épaississement commun postérieur. En avant, la bande médiane cesse au contraire la première et les deux bandes latérales persistent seules.

Les trois bandes longitudinales ectodermiques que je viens de décrire se produisent donc par allongement radial et par concentration des cellules ectodermiques; sans doute, celles-ci peuvent aussi en même temps se multiplier par division, mais la concentration pure et simple des cellules joue un grand rôle dans le phénomène, surtout au début. Ces trois bandes cellulaires doivent évoluer différemment dans la suite du développement : la bande médiane est destinée à devenir le mésoderme, tout au moins sa partie moyenne, comme je le décrirai plus loin, tandis que les deux bandes latérales s'uniront sur la ligne médiane en une seule masse qui sera la partie moyenne de la couche ectodermique définitive. Celle-ci a donc une origine double. Quant aux cellules aplaties qui occupent le reste de la surface de l'embryon, elles doivent prendre part à la formation de la séreuse. Cette membrane a donc une origine ectodermique.

Deuxième période. — Formation définitive de la plaque germinative et des enveloppes embryonnaires.

Les phénomènes qui se passent pendant cette période se produisent simultanément et sont assez complexes. La bande médiane s'invagine, tandis que les bandes latérales se rapprochent et s'unissent sur la ligne médiane ventrale pour constituer une couche unique qui se place au-dessus de la bande

mésodermique invaginée. Les trois bandes décrites précédemment ont alors donné la partie moyenne ou ventrale de la plaque embryonnaire. Mais celle-ci, en même temps qu'elle se forme sur la ligne médiane ventrale, s'accroît en avant et en arrière dans le sens de sa longueur, et pénètre sous la zone des cellules de la séreuse. Peu à peu, la plaque embryonnaire prend son extension définitive et se trouve recouverte de tous côtés par l'amnios et par la séreuse, de la manière représentée dans les fig. 4 de la pl. VI et 7 de la pl. IX. Pour la clarté de l'exposition, j'examinerai séparément la formation de la partie médiane de la plaque germinative, l'extension antérieure puis l'extension postérieure de celle-ci, et la formation définitive des enveloppes embryonnaires.

Formation de la partie moyenne ou ventrale de la plaque germinative.

Cette partie du développement est représentée dans les fig. 2, 3 et 4 de la pl. VI qui proviennent : les deux premières, de coupes transversales faites dans la région équatoriale des embryons, et la dernière, d'une coupe transversale faite en dehors de la région équatoriale, à un endroit où l'invagination mésodermique et le rapprochement des bandes latérales viennent de s'effectuer. Comme le montre la fig. 2, la bande mésodermique s'invagine au début, pour ainsi dire sur toute sa largeur en même temps, et non en commençant d'abord par sa région axiale. La partie qui s'enfonce reste toujours unie aux bords internes des bandes latérales; il en résulte deux plis longitudinaux qui correspondent précisément aux deux ou trois files de cellules arrondies qui séparent les bandes latérales de la bande médiane. Au moment de l'enfoncement de la bande médiane vers l'intérieur, ces files de cellules arrondies constituent manifestement deux lignes de plus faible résistance qui sont tout indiquées pour délimiter latéralement la masse de cellules qui s'invagine. Au début (fig. 2, pl. VI), la bande mésodermique partiellement invaginée offre l'aspect d'une large gouttière qui s'étend en longueur sur presque toute la face ventrale de l'embryon. C'est cette gouttière que, depuis les travaux

d'**Hæckel** (77) et de **Kowalevsky** (86), la plupart des observateurs ont considérée comme une *gouttière gastrulaire*, parce que, dans leur pensée, elle donnait naissance à une couche cellulaire ayant la valeur d'un mésendoderme.

Pendant que la bande mésodermique s'invagine, les bandes latérales se rapprochent de la ligne médiane, comme on peut le voir par la comparaison des fig. 1, 2 et 3 de la pl. VI. Les cellules qui les forment s'allongent de plus en plus dans le sens radial. Dans la fig. 3, les deux bandes latérales sont presque arrivées au contact; comme leurs bords internes sont toujours unis aux bords de la bande mésodermique, celle-ci s'est enroulée en un tube qui ne communique plus avec l'extérieur que par une fente très étroite occupant la ligne médiane de l'embryon. Ce tube a lui-même une lumière très restreinte, car ses parois sont très épaisses et présentent maintenant non plus une seule, mais plusieurs assises de cellules. On peut voir en outre, dans la fig. 3, que les noyaux des bandes latérales ne sont plus disposés au même niveau, par suite du grand aplatissement des cellules.

Le rapprochement des bandes latérales continuant, celles-ci se soudent sur la ligne médiane, ce qui produit, en même temps, la fermeture de la gouttière mésodermique. Cette fermeture de la gouttière mésodermique se fait à peu près simultanément sur toute la région *moyenne ventrale*; en avant et en arrière, par suite des phénomènes spéciaux qui se produisent dans ces régions, la fermeture est plus tardive. Après la fermeture de la gouttière, les deux bandes latérales forment la couche ectodermique de la plaque ventrale. Les cellules de la bande mésodermique forment d'abord une couche dont la section transversale a la forme d'un triangle; l'un des sommets de ce dernier correspond à la ligne médiane où s'est fermée la gouttière. Cette couche s'étale peu à peu ensuite sous la couche ectodermique, de façon que sa section prenne une forme rectangulaire. Les cellules mésodermiques, après la fermeture de la gouttière, perdent leur forme aplatie et deviennent polyédriques; les cellules de la couche ectodermique définitive conservent, au contraire, leur forme aplatie.

Formation de la partie postérieure de la plaque germinative.

En même temps que, dans la région ventrale de l'œuf, la partie moyenne de la plaque germinative se produit de la façon que je viens de décrire, la partie postérieure de l'épaississement commun, formé par la fusion en arrière des deux bandes latérales et de la bande médiane, commence à s'enfoncer à l'intérieur du vitellus. C'est ce que montre la fig. 11 de la pl. VI, qui représente une coupe longitudinale et à peu près médiane de la partie postérieure d'un embryon qui se trouve à ce stade. L'enfoncement, comme on le voit, se produit au niveau des cellules sexuelles qui se trouvent ainsi poussées en avant. Dans la fig. 10 de la pl. VI, l'enfoncement est beaucoup plus prononcé et fait une saillie marquée dans le vitellus. La poche déterminée par cette invagination ectodermique peut être appelée *poche amniotique postérieure*; elle reste en communication avec l'extérieur, comme on le voit dans la fig. 10. On peut distinguer, dans l'ectoderme qui en forme le pourtour, une paroi antérieure qui est la plus près de la face ventrale de l'embryon, et une paroi postérieure qui se trouve la plus près de la face dorsale de celui-ci. La paroi antérieure et la paroi postérieure sont peu éloignées l'une de l'autre (fig. 10), de sorte que la poche amniotique est, par rapport à l'embryon, très étroite dans la direction du plan de symétrie et très large dans la direction perpendiculaire à celui-ci. De plus, la paroi ectodermique antérieure de la poche, qui est reliée directement à l'épaississement d'où est partie l'invagination, conserve la forme d'une couche cellulaire épaissie dans le sens radial, tandis que la paroi postérieure, qui se relie à la séreuse, s'aplatit progressivement, de façon que les cellules qui la forment se rattachent à celle-ci sans transition brusque.

Cette paroi postérieure de la poche amniotique postérieure est l'ébauche postérieure de la membrane amniotique; elle peut quelquefois (fig. 10) présenter des plis, ce qui est produit probablement par la résistance qu'éprouve la poche ectodermique en pénétrant dans le vitellus.

Comme le montre encore la fig. 10, on trouve une masse

énorme de cellules contre la paroi antérieure de la poche amniotique. Cette masse cellulaire s'étend depuis l'extrémité de la poche invaginée jusqu'au niveau où les trois bandes ectodermiques, décrites précédemment, cessent d'être distinctes et se confondent en un épaississement commun, et où la gouttière mésodermique cesse d'exister. Ces cellules, dont les noyaux seulement ont été figurés dans la fig. 10, ont une forme polyédrique. Elles représentent la partie postérieure de la couche mésodermique, et prolongent directement la bande mésodermique qui, dans la région ventrale, naît de l'invagination de la bande ectodermique médiane. A ce stade, la gouttière mésodermique ventrale n'est en effet pas encore fermée.

L'origine de cette masse de cellules mésodermiques s'explique de la manière suivante : quand la gouttière mésodermique se forme, elle s'arrête à l'épaississement commun postérieur; mais un sillon étroit et médian apparaît à sa suite et se développe d'abord sur l'épaississement commun, puis sur la paroi antérieure de la poche amniotique, en s'étendant toujours davantage à mesure que celle-ci s'étend elle-même. Ce sillon est profond et pénètre presque jusqu'au fond de la poche invaginée ; il atteint son maximum de profondeur à son extrémité. On peut le considérer, d'ailleurs, si l'on veut, comme une gouttière à parois latérales très rapprochées. Mais il ne donne pas le mésoderme de la même manière que la gouttière ventrale, car les cellules qui en forment le fond et les parois ne se séparent pas en bloc pour constituer une masse cellulaire. Ces cellules prolifèrent, au contraire, très activement et donnent naissance à la masse mésodermique visible dans la fig. 10. Cette prolifération est si active qu'au fond du sillon les cellules ectodermiques ne conservent pas leur forme aplatie, et qu'on ne distingue là qu'une masse de cellules non différenciées. Ce n'est que quand la plaque germinative est complète que les cellules ectodermiques reprennent partout leurs caractères et que le sillon disparaît complètement. On peut se rendre compte facilement des faits que je viens de décrire en examinant des coupes longitudinales faites perpendiculairement au plan de symétrie de l'embryon. La fig. 12 de la pl. VI représente une telle coupe faite sur un embryon à peu

près au même stade que celui qui est représenté dans la fig. 10; on voit que la paroi antérieure de la poche amniotique postérieure présente sur sa ligne médiane un sillon profond, au fond et sur les parois duquel sont de nombreuses cellules représentées seulement par leurs noyaux; les cellules qui bordent la partie profonde du sillon ne se distinguent pas des cellules mésodermiques sous-jacentes.

Dans la fig. 10, toute l'extrémité de la poche amniotique postérieure, avec le mésoderme sous-jacent, se trouve entourée complètement par le vitellus; cette disposition ne persiste pas; mais, la croissance continuant à se faire, la partie invaginée se rapproche de la face dorsale de l'œuf, et bientôt la paroi postérieure de la poche amniotique est appliquée sur toute sa longueur contre la séreuse. Il n'y a plus alors de vitellus entre la paroi amniotique postérieure et la séreuse. Dans la fig. 12, on voit qu'une couche épaisse de vitellus se trouve entre la séreuse et la poche amniotique. Dans la coupe 13, au contraire, qui correspond à un stade un peu plus avancé, cette couche vitelline a disparu et la séreuse se trouve placée contre la paroi amniotique. A mesure que l'invagination postérieure s'avance vers la partie antérieure de l'œuf, en suivant sa face dorsale, le sillon et la prolifération cellulaire signalés ci-dessus conservent les mêmes caractères, et bientôt l'extrémité postérieure de la bande germinative se trouve constituée telle qu'elle est représentée dans la fig. 7 de la pl. IX.

Formation de la partie antérieure de la plaque germinative.

La partie antérieure de la plaque germinative se forme d'une façon tout à fait semblable à celle que je viens de décrire pour la partie postérieure. Elle commence à apparaître un peu plus tard que celle-ci, ce qui est en relation, sans doute, avec ce fait qu'elle doit s'étendre sur une longueur plus faible. Au stade représenté dans la fig. 10, par exemple, la partie antérieure n'a pas encore commencé à se former, tandis que la partie postérieure est déjà très développée. Le point de départ de la forma-

tion est la partie de l'ectoderme qui prolonge en avant la bande médiane; après le rapprochement, sur la ligne médiane, des deux bandes latérales, cette partie ectodermique croît en avant en s'insinuant sous la séreuse. Il se produit aussi un pli ou sillon, qui prolonge la gouttière sur la partie invaginée. Il y a donc une poche amniotique antérieure ayant une paroi interne qui porte le sillon et une paroi externe ou amniotique. Les cellules de la paroi amniotique s'aplatissent de plus en plus, tandis que les cellules de la paroi interne conservent les caractères de l'ectoderme définitif. Sur le fond et les parois du sillon, une active prolifération cellulaire donne naissance aux cellules mésodermiques, exactement de la même manière que pour le sillon postérieur. L'extrémité de la région d'invagination antérieure paraît ne pas cheminer à l'intérieur du vitellus, comme cela avait lieu à la partie postérieure; elle suit, dans la règle tout au moins, le contour de l'œuf, de sorte qu'il n'y a jamais de vitellus entre la paroi amniotique et la séreuse. C'est d'ailleurs là une différence insignifiante avec ce qui se passe à la partie postérieure du corps. La fig. 13 de la pl. VI montre, en *pa*, la poche amniotique antérieure avec le sillon sur sa paroi interne, et les cellules mésodermiques bordant les parois qui limitent le sillon.

Lorsque la partie antérieure de la plaque germinative a atteint sa dimension définitive, ce qui a lieu en même temps que pour la partie postérieure, le sillon disparaît et l'ectoderme définitif revêt partout le même caractère. A ce moment aussi, la plaque germinative est définitivement formée dans la région ventrale, et il y a continuité d'une part, entre les trois parties de l'ectoderme définitif, et d'autre part entre les trois parties mésodermiques.

Fermeture de la séreuse et de l'amnios.

Dans la fig. 10 de la pl. VI, l'ouverture de la poche amniotique postérieure est placée au pôle postérieur de l'embryon; mais bientôt, par suite de l'aplatissement et de la multiplication des cellules qui constituent la séreuse et le feuillet amniotique, cette

ouverture se trouve reportée progressivement vers la partie antérieure de l'embryon. Le point où le feuillet amniotique se continue avec la séreuse se déplace donc vers l'avant. En avant, le feuillet amniotique de la poche antérieure subit une extension analogue et va à la rencontre du précédent. Enfin, sur les côtés de la région médiane de la plaque ventrale, l'ectoderme se relève au niveau où la zone de cellules aplaties se relie aux bords de la plaque germinative et donne naissance à deux poches amniotiques latérales. Les quatre poches amniotiques s'étendent de plus en plus en rapprochant leurs ouvertures, et bientôt il se produit une fusion qui donne naissance aux membranes embryonnaires telles qu'elles sont figurées pl. IX, fig. 7. Les poches amniotiques ont alors donné naissance, en se fusionnant, à la cavité amniotique qui est close de toutes parts.

Pendant que tous ces phénomènes se passent, les cellules sexuelles ne cessent pas d'être poussées en avant par l'extrémité postérieure de la plaque embryonnaire ; elles restent toujours situées entre celle-ci et le vitellus, et on les y retrouve encore au moment où la plaque embryonnaire est définitivement formée.

Enfin, on peut reconnaître, en jetant un coup d'œil sur les diverses figures de la pl. VI, que, pendant la formation de la plaque germinative, certaines cellules vitellines (représentées seulement par leurs noyaux) se trouvent distribuées d'une façon constante au voisinage des parties de l'embryon où la croissance et la multiplication cellulaires sont particulièrement actives. On les trouve ainsi au voisinage de la gouttière embryonnaire et à proximité des régions antérieure et postérieure de la bande germinative. Parmi ces cellules, quelques-unes sont en dégénérescence et se font remarquer surtout par leurs noyaux petits et fortement colorables [1] ; ce sont les cellules qui correspondent aux « paracytes » de Heymons (95). Comme je me réserve de traiter plus longuement cette question dans le chapitre IV, je me bornerai à signaler ici la disposition spéciale de ces cellules vitellines et l'existence des cellules dégénérescentes.

1. Les cellules dégénérescentes ne sont pas représentées dans les figures.

b. — GASTROPHYSA RAPHANI.

Dans cette espèce, la plaque embryonnaire occupe tout à fait la même situation que chez le *Clytra læviuscula*; elle s'étend en effet sur la face ventrale de l'œuf, et se prolonge en avant sur le pôle antérieur et même un peu sur la face dorsale, et en arrière sur le pôle postérieur et sur la face dorsale, jusqu'au milieu de celle-ci. La séreuse, l'amnios et la cavité amniotique sont absolument semblables aux parties correspondantes du *Clytra læviuscula*.

Il y a lieu, aussi, de distinguer une période de différenciation ectodermique et une période de formation définitive de la plaque germinative et des enveloppes embryonnaires. La première période consiste également en une concentration et en un allongement radial des cellules sur la région ventrale de l'œuf, et en un allongement cellulaire tangentiel sur la région dorsale. La distinction entre une bande épaissie médiane et deux bandes latérales est un peu moins nette que chez le *Clytra*, mais le processus est très analogue à celui qu'on observe chez cette espèce, car il y a finalement aussi une bande médiane destinée à constituer le mésoderme et deux bandes latérales destinées à s'unir sur la ligne médiane pour former l'ectoderme définitif.

Pendant la deuxième période, les choses se passent essentiellement comme chez le *Clytra*, sauf en ce qui concerne la formation de la région moyenne de la plaque embryonnaire, qui diffère notablement de ce qu'on observe chez cette espèce. La bande médiane, en effet, au lieu de s'invaginer en donnant une gouttière très nette, s'incurve simplement sur sa face externe qui devient concave, puis ses bords latéraux se détachent des bords des bandes latérales, et la plaque s'enfonce lentement vers l'intérieur, pendant que les deux bords libres des plaques latérales se rapprochent l'un de l'autre en glissant à la surface de la plaque qui s'enfonce dans le vitellus. Pendant que ce mouvement se produit, la plaque médiane perd peu à peu sa forme régulière, car les cellules qui la constituent se mettent à proliférer. Les bords internes des bandes latérales sont donc libres,

jusqu'à ce qu'ils se rejoignent sur la ligne médiane, tandis que, chez le *Clytra*, ils restent jusqu'au dernier moment en continuité avec les bords de la plaque mésodermique. L'enfoncement de la plaque médiane ne se fait pas simultanément sur toute la longueur de la face ventrale, mais il se produit d'arrière en avant.

La partie postérieure de la plaque embryonnaire apparaît absolument comme chez le *Clytra*; il se produit une poche amniotique postérieure identique à celle de cette espèce. Cette poche pénètre aussi d'abord dans l'intérieur du vitellus, de sorte que celui-ci l'entoure de tous côtés, puis elle rejoint la périphérie de l'œuf. Sur sa paroi interne se produit un sillon qui prolonge l'incurvation de la plaque médiane, et les parois de ce sillon prolifèrent comme chez le *Clytra*. Ce sillon est très profond et très large, de sorte qu'il est pour ainsi dire intermédiaire entre la gouttière ventrale typique du *Clytra* et le sillon postérieur étroit de cette espèce.

La partie antérieure de la plaque embryonnaire se fait aussi lorsque la partie postérieure est déjà en grande partie formée; ce fait s'explique par cette remarque que cette partie antérieure est très courte par rapport à la partie postérieure. Les deux extrémités se trouvent ainsi constituées en même temps. Je n'ai pas suivi les détails de la formation de la partie antérieure de la plaque embryonnaire, mais il est probable qu'elle se fait d'après le même processus que la partie postérieure.

La formation de la séreuse et de l'amnios ne présentant pas de différence essentielle avec ce que j'ai décrit chez le *Clytra*, je ne m'y arrêterai pas.

Une dernière différence à signaler avec ce qui se passe chez le *Clytra* est relative au sort des cellules sexuelles.

J'ai indiqué, dans le chapitre précédent, que les cellules sexuelles, au lieu de se placer comme chez le *Clytra læviuscula* entre le blastoderme et le vitellus, restent en dehors du blastoderme lorsque la segmentation est terminée. Lorsque la poche amniotique postérieure se forme, les cellules sexuelles sont repoussées par son extrémité, mais elles restent dans la poche, puisqu'elles n'ont pas encore traversé l'ectoderme. On les

retrouve en effet à l'extrémité de la poche amniotique postérieure, dans le sillon profond qui se trouve sur le milieu de sa paroi interne. Avant la fermeture du sillon, les cellules y pénètrent et se trouvent ensuite en dedans de la couche ectodermique.

c. — CHRYSOMELA MENTHASTRI.

Chez cette espèce, la plaque embryonnaire a la même disposition que chez le *Clytra læviuscula* et se forme de la même manière. La région moyenne du mésoderme se forme par une invagination typique ayant la forme d'une gouttière. En arrière, la gouttière se transforme aussi peu à peu en un sillon étroit.

d. — LINA POPULI ET LINA TREMULÆ.

Chez ces espèces, la plaque embryonnaire et le mésoderme se forment de la même manière que chez le *Clytra* et le *Chrysomela*. J'ai observé une gouttière typique dans la région ventrale. La section de cette gouttière par un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal a, comme toujours, une forme variable suivant les points où elle est faite. La poche amniotique postérieure croît aussi d'abord avant la poche antérieure, et pénètre au milieu du vitellus avant de devenir superficielle.

e. — AGELASTICA ALNI.

Comparé avec celui des espèces précédentes, le développement de la bande germinative et du mésoderme, chez l'*Agelastica alni*, présente des particularités assez importantes.

1° Période de différenciation ectodermique.

D'abord, la concentration cellulaire et l'épaississement ectodermique ne se font plus sur la face ventrale, et l'aplatissement cellulaire sur la face dorsale. Les cellules s'allongent tangentiellement sur la région antérieure de l'œuf, tandis qu'elles se serrent et s'allongent radialement sur la région postérieure. La partie épaisse de l'ectoderme occupe donc surtout le pôle posté-

rieur de l'œuf, et la région amincie son pôle antérieur. Pendant ce changement de forme des cellules ectodermiques, l'ectoderme est d'abord symétrique par rapport à l'axe longitudinal de l'œuf, tandis que, chez les espèces précédentes, il était, dès le début de sa différenciation, symétrique par rapport au plan de symétrie du futur embryon. Les coupes longitudinales de l'embryon ont donc d'abord le même aspect quel que soit le plan suivant lequel elles sont faites, tandis que, sur les coupes transversales, les cellules sont identiques dans une coupe déterminée, mais augmentent régulièrement de hauteur suivant qu'elles proviennent de coupes faites plus près du pôle postérieur de l'œuf.

Bientôt, cependant, l'allongement tangentiel des cellules croît plus vite sur la face dorsale de l'embryon que sur sa face ventrale. Sur celle-ci, il s'arrête même à peu près sur le milieu de l'œuf, tandis que sur la face dorsale, il va jusqu'au pôle postérieur.

L'ectoderme a alors, comme chez les autres espèces, une disposition bilatérale. Lorsque la différenciation ectodermique est terminée, il y a une bande épaissie allant, sur la face ventrale, depuis le pôle postérieur, à peu près, jusqu'à l'équateur de l'œuf. Tout le reste de l'œuf, c'est-à-dire toute la face dorsale, les régions latérales, la région polaire antérieure et la moitié antérieure de la face ventrale, est occupé par les cellules aplaties qui formeront la séreuse.

2° Période de la formation définitive de la plaque germinative et des enveloppes embryonnaires.

La bande ectodermique épaissie, en même temps qu'elle donne le mésoderme suivant un processus que je décrirai un peu plus loin, croît en avant et en arrière en s'insinuant sous la couche ectodermique aplatie, comme cela se passait chez les espèces étudiées précédemment. Mais ici, à cause de la disposition de la bande ectodermique épaissie, l'extrémité antérieure croît à partir du milieu de la face ventrale et se dirige vers le pôle antérieur de l'œuf. Elle s'arrête d'ailleurs avant de l'atteindre et en reste à une distance valant à peu près le tiers de la longueur de l'œuf.

Quant à l'extrémité postérieure de la bande d'épaississement, elle croît depuis le pôle postérieur de l'œuf jusqu'au milieu de la face dorsale de celui-ci.

Les poches amniotiques antérieure et postérieure finissent par s'unir entre elles et avec les poches latérales qui se produisent comme chez les espèces précédentes. Il en résulte une cavité amniotique et une membrane amniotique ayant la disposition ordinaire.

La formation du mésoderme diffère encore selon qu'on la considère dans la région qui correspond à la bande ectodermique épaissie primitive, ou dans les régions extrêmes de la bande germinative.

Dans la région moyenne, la couche mésodermique semble se former sans gouttière ni sillon, et autrement même que chez le *Gastrophysa raphani*. Malheureusement, le manque de matériaux m'a empêché de voir tous les détails du phénomène. D'après ce que j'ai pu voir, il se produit, au niveau de la bande ectodermique épaissie, une prolifération cellulaire qui donne ainsi naissance, sur place, à la couche mésodermique de la région moyenne de la plaque germinative.

En avant et en arrière, au contraire, le mésoderme se forme comme chez les cinq espèces précédentes, c'est-à-dire au moyen d'une prolifération se produisant au fond et sur les parois d'un sillon profond qui se creuse sur les parois internes des poches amniotiques antérieure et postérieure.

Remarques sur la formation de la plaque germinative et des enveloppes embryonnaires.

Il résulte des faits que je viens de décrire, que, chez les Chrysomélides dont je m'occupe ici, les enveloppes embryonnaires prennent naissance suivant le mode décrit chez les Coléoptères par les différents auteurs qui se sont occupés de ces Insectes. Je ferai remarquer seulement que ces enveloppes doivent être considérées comme des organes ectodermiques, et que, à un moment donné, l'amnios se trouve à l'intérieur du vitellus, au moins en partie. Quand la poche amniotique postérieure s'avance dans

l'intérieur du vitellus, ce qui arrive fréquemment, la plaque germinative occupe provisoirement une situation qui dure beaucoup plus longtemps chez certains Insectes, tels que les Libellulides et les Hémiptères. Ce fait montre qu'il n'y a pas de différence absolue entre les Insectes entoblastiques, où la bande germinative pénètre dans le vitellus, et les Insectes ectoblastiques où elle reste superficielle. Wheeler (88) a observé que chez le *Doryphora decemlineata* la partie postérieure de la bande germinative pénètre également à l'intérieur du vitellus.

Au point de vue de la position de la bande germinative sur le vitellus, on a vu qu'il y a une différence entre l'*Agelastica alni*, d'une part, et les cinq autres espèces d'autre part.

Mais c'est la formation du mésoderme qui présente le plus grand intérêt. On observe que ce feuillet se forme de façons assez diverses, même chez des espèces voisines et même dans une espèce donnée, suivant que l'on considère sa région moyenne ou ses deux régions extrêmes. Comme on l'a vu, il apparaît une invagination typique en forme de gouttière chez le *Clytra læviuscula*, le *Chrysomela menthastri*, le *Lina populi* et le *Lina tremulæ*. Chez l'*Agelastica alni*, il se produit probablement une prolifération cellulaire, et, chez le *Gastrophysa raphani* une bande cellulaire qui se détache sur ses bords pour pénétrer à l'intérieur. Chez toutes ces espèces, au contraire, les régions extrêmes de la couche mésodermique se produisent d'une façon uniforme, par une prolifération cellulaire qui a lieu sur les parois et sur le fond d'un sillon situé sur la paroi interne des poches amniotiques antérieure et postérieure.

D'après les observations nombreuses faites par plusieurs auteurs sur d'autres Insectes, ces divers modes de formation du mésorderme, qu'on observe chez les Chrysomélides, peuvent se retrouver dans beaucoup de cas.

L'invagination en forme de gouttière se retrouve aussi chez l'Hydrophile, le *Doryphora*, les Lépidoptères et les Muscides. Chez l'Abeille, le mésoderme se forme, dans la région moyenne, de la même manière que chez le *Gastrophysa raphani*, tandis que dans les régions antérieure et postérieure, il prend naissance, d'après Grassi (84), par prolifération directe de la couche ecto-

dermique. Pour les Orthoptères, **Heymons** (95) a également trouvé des variations notables dans la formation du mésoderme. Chez la Forficule, il y a séparation d'une plaque médiane, comme chez le *Gastrophysa* et l'Abeille, dans la région moyenne. L'auteur ne fait pas de distinction entre le mésoderme de la région moyenne et celui des régions antérieure et postérieure. Chez le Grillon, il se produit une gouttière peu développée, et une prolifération cellulaire a lieu au niveau de cette gouttière. Chez le *Gryllotalpa*, il se fait une simple prolifération ectodermique sans trace de gouttière. Chez le *Periplaneta orientalis*, il se fait une indication de trois gouttières, une médiane et deux latérales; l'ectoderme prolifère à leur niveau pour donner le mésoderme. Enfin, chez le *Phyllodromia germanica*, le mésoderme se forme encore par prolifération ectodermique, mais la prolifération, au lieu d'être continue le long d'une bande médiane, se trouve localisée suivant de petites régions constituant deux bandes longitudinales discontinues et placées de part et d'autre de la ligne médiane ventrale. **Heymons** (95) conclut de ses observations que le mésoderme peut se produire suivant des procédés très divers.

Chez les Hyménoptères parasites, l'ectoderme paraît donner le mésoderme par prolifération directe s'exerçant sur toute sa surface. La séreuse se forme alors en se séparant vers l'extérieur de la surface de l'ectoderme. Les recherches relatives aux Hyménoptères parasites sont, d'ailleurs, encore insuffisantes pour permettre de se faire une idée précise de leur développement; celui-ci semble en outre modifié profondément, par suite de l'influence du parasitisme.

Comme on le voit, le mésoderme paraît bien se former partout aux dépens de l'ectoderme, mais suivant des procédés très divers. Mais la variété de ces procédés ne doit pas être considérée comme ayant une importance bien grande. Mes observations sur les Chrysomélides, et quelques autres observations faites chez d'autres types par certains auteurs, établissent d'abord ce fait que, dans un même type, il y a des différences de détails à observer, suivant qu'on étudie la formation du mésoderme en tel ou tel point de la bande germinative. La différence entre une

gouttière mésodermique et un sillon mésodermique est, en effet, insignifiante, et il y a passage graduel d'une forme à l'autre. Quand il y a une gouttière, celle-ci n'est pas encore fermée que déjà les cellules qui la forment se mettent à proliférer (pl. VI, fig. 2 et 3). Quand il y a un sillon, la prolifération est plus précoce et le sillon n'est pas autre chose qu'une gouttière moins large et plus profonde. De même, la différence entre une gouttière et une bande cellulaire qui se détache sur ses bords pour pénétrer à l'intérieur est insignifiante. Cette bande cellulaire subit d'abord une incurvation qui lui donne l'aspect d'une gouttière peu profonde, mais ses bords se détachent de l'ectoderme plus vite que dans la gouttière normale. En même temps, la prolifération dont les cellules qui la constituent sont le siège se fait plus vite que dans la gouttière normale.

On peut faire les mêmes remarques dans la comparaison du cas où il y a un sillon étroit dont les parois prolifèrent, avec celui où il y a une simple prolifération ectodermique sans gouttière ni sillon. Le résultat est toujours qu'une couche mésodermique prend naissance aux dépens des cellules ectodermiques. Le cas même où le mésoderme se formerait par une prolifération de toute la surface de l'ectoderme se relie aux autres d'une manière très facile à comprendre.

Je conclus donc de ces remarques que, chez les Insectes, le mésoderme dérive de l'ectoderme suivant des procédés en apparence très variables, mais qui sont en réalité fondamentalement identiques. *Ces procédés sont, si l'on veut, des altérations plus ou moins grandes d'un phénomène d'invagination.*

CHAPITRE IV

ÉVOLUTION DE L'ENDODERME.

Ainsi que je l'ai brièvement indiqué à la fin du chapitre relatif à la segmentation, on doit regarder les cellules qui restent dans le vitellus, à la fin de cette première période du développement,

comme représentant le feuillet endodermique. D'autre part, il résulte de l'exposé historique fait dans le chapitre I, que cette manière de voir n'est pas nouvelle, car ce fut celle de la plupart des auteurs qui s'occupèrent de l'embryogénie des Insectes depuis 1874 jusqu'en 1886, en particulier de **Paul Mayer** (74), **O.** et **R. Hertwig**, **Bobretzky** (78) et **Balfour** (80). Mais chez tous les animaux dont l'embryogénie était connue à cette époque, l'endoderme forme toujours l'épithélium de l'intestin moyen; les auteurs dont je viens de parler avaient donc la conviction qu'il en était de même chez les Insectes. « Chez tous les Trachéates, écrit **Balfour**, les cellules vitellines donnent naissance au mésentéron. » Aussi, dès qu'il fut bien prouvé, à la suite notamment des travaux de **Grassi** (84) et surtout de **Kowalevsky** (86), que les cellules jusqu'alors considérées comme endodermiques n'entraient pas dans la composition de l'intestin moyen, y eut-il unanimité parmi les auteurs pour leur dénier la signification qu'on leur avait attribuée jusque-là. On les désigna alors uniquement par les noms de « cellules vitellines » ou de « cellules vitellophages » qu'elles ont conservés jusqu'aujourd'hui. On appela, par contre, endoderme les éléments qui forment véritablement l'épithélium du mésentéron. Ce soi-disant endoderme naissait, d'après les auteurs, soit du prétendu mésendoderme dérivé de la gouttière embryonnaire, soit même, d'après **Ganin** (74) et **Vœltzkow** (86), des parties antérieure et postérieure du tube digestif.

Mais, actuellement, pour les raisons que j'ai indiquées à la fin du chapitre I et pour celles que je développerai dans le chapitre VI, il n'est pas possible de nier les deux principes suivants :

1° Les cellules dites vitellines représentent l'endoderme;

2° Chez la plupart des Insectes, l'endoderme n'entre pas dans la constitution de l'intestin moyen.

Le fait exprimé par ces deux propositions constitue une anomalie extrêmement remarquable et faite, à première vue, pour dérouter les embryologistes. Comme je l'ai déjà indiqué précédemment, **Heymons** (qui a le premier reconnu l'anomalie en question) en arrive à conclure que les feuillets germinatifs n'ont pas la valeur qu'on leur attribue dans la formation des organes,

et la signification phylogénique qu'on leur accorde lorsqu'on veut faire dériver tous les Métazoaires d'une souche primitive commune. Je repousse pour mon compte, d'une façon absolue, les déductions de **Heymons**, car, selon moi, une cause d'ordre physiologique a fait dévier de leur rôle naturel les éléments endodermiques. Ceux-ci se sont tellement adaptés à une fonction nouvelle, qu'ils sont devenus impropres à remplir celle qu'ils devraient avoir et qu'ils avaient effectivement au début. L'organisme a dû alors pourvoir, par un moyen nouveau, à cette fonction perdue des cellules endodermiques. *Mais, comme ces modifications sont liées intimement à la grande abondance du vitellus nutritif, elles ne sauraient avoir une importance primordiale* et altérer en quoi que ce soit le principe de l'homologie des feuillets germinatifs dans la série des Métazoaires.

Pour établir le bien fondé de ces affirmations, il importe d'abord de se rendre un compte exact de la manière dont évoluent en réalité les véritables cellules endodermiques. Sous ce rapport, on doit diviser les Insectes en trois catégories qui offrent chacune des faits différents et intéressants à observer. A la première catégorie appartiennent les Thysanoures et quelques Orthoptères inférieurs; à la seconde, les Insectes dont les œufs sont plus ou moins privés de vitellus nutritif (Aphides vivipares, Hyménoptères parasites), et à la troisième, tous les autres Insectes. J'exposerai d'abord ici les résultats de mes observations personnelles sur les Chrysomélides, puis je signalerai les quelques faits connus, relativement aux deux premières catégories d'Insectes que je viens de mentionner. Quant à l'interprétation que je crois pouvoir donner des particularités offertes par l'évolution de l'endoderme, je l'exposerai dans le dernier chapitre de ce travail.

a. — CLYTRA LÆVIUSCULA.

Je préciserai d'abord le sens que l'on doit donner, selon moi, au mot cellule endodermique, aussi bien chez l'espèce dont il s'agit ici, que chez n'importe quelle autre espèce. On a d'abord, en effet, considéré les cellules vitellines plutôt comme de simples

noyaux que comme de vraies cellules. Ensuite, on a considéré comme étant les cellules vitellines, les fragments vitellins dont je parlerai plus loin et qui contiennent une ou plusieurs cellules dans leur intérieur. **Balfour** (80) définit ainsi les cellules vitellines : « Beaucoup des corps nucléés restent dans le vitellus, et, après un certain temps qui varie dans les différentes formes, le vitellus se segmente en un certain nombre de corps polygonaux ou arrondis, dans l'intérieur de chacun desquels est l'un de ces noyaux avec son protoplasma. Ce phénomène, désigné sous le nom de segmentation secondaire du vitellus, est, en réalité, une partie de la véritable segmentation, et les corps auxquels il donne naissance sont de véritables cellules. »

Cette définition des cellules vitellines n'est pas acceptable, et la « segmentation secondaire du vitellus » n'a rien de commun avec la véritable segmentation. Je considère comme cellules endodermiques les éléments restés dans le vitellus après la formation de l'enveloppe blastodermique. Ces cellules sont formées d'un noyau entouré d'une masse protoplasmique présentant de nombreux prolongements ; ce sont, en un mot, les cellules intra-vitellines, telles que je les ai décrites dans le chapitre de la segmentation.

On peut distinguer deux périodes dans l'évolution de ces cellules : une première période pendant laquelle elles conservent à peu près les caractères qu'elles avaient à la fin de la segmentation, et une deuxième période pendant laquelle elles s'adjoignent une partie déterminée du vitellus nutritif, qu'elles conservent avec elles pendant la suite du développement et qu'elles digèrent peu à peu. Pendant la première période, les cellules restent libres de se mouvoir dans l'intérieur du vitellus ; c'est la *période de mobilité*. Pendant la seconde période, au contraire, elles restent en place, car les fragments vitellins auxquels elles sont liées s'opposent à leur déplacement ; c'est la *période de fixité*.

1° Période de mobilité.

A la fin de la segmentation (pl. XI, fig. 15, t. I de ces Archives) toutes les cellules endodermiques sont disséminées dans le vitel-

lus sans que certaines régions de ce dernier soient particulièrement favorisées. Dès que la plaque germinative commence à se former, et pendant tout le temps que dure sa formation, il se produit, au contraire, une répartition spéciale de ces cellules. J'envisagerai cette répartition successivement aux divers stades par lesquels passe l'embryon lors de la formation de la plaque germinative.

Pendant la période de différenciation ectodermique, un grand nombre de cellules endodermiques se rapprochent des bandes longitudinales décrites précédemment et restent dans leur voisinage immédiat. Ainsi, on voit dans la fig. 8 de la pl. VI, qui correspond tout à fait au début de la différenciation ectodermique, un grand nombre de cellules (figurées seulement par leurs noyaux) placées dans la couche protoplasmique qui se trouve immédiatement sous la région ectodermique épaissie dans le sens radial. Au niveau des cellules sexuelles il y a un assez grand nombre de ces cellules. Le long de la face dorsale, sous la future séreuse, elles sont, au contraire, peu abondantes. Dans l'intérieur du vitellus, elles forment aussi deux groupes particuliers composés chacun de six cellules. Ces groupes sont en réalité des syncytiums, car chacun d'eux est formé d'une masse protoplasmique commune dans laquelle sont placés les noyaux. Dans la fig. 1 de la pl. VI, on retrouve des cellules endodermiques nombreuses sous les régions ectodermiques épaissies.

Pendant l'invagination de la bande ectodermique médiane, les cellules vitellines se montrent en abondance au voisinage de la gouttière mésodermique. C'est ce que montrent les coupes transversales représentées par les fig. 2 et 3 de la pl. VI, et la coupe longitudinale représentée par la fig. 9 de la même planche.

Pendant la formation des poches amniotiques postérieure et antérieure et des éléments mésodermiques qui se montrent en même temps, les cellules endodermiques sont nombreuses autour de ces parties où la prolifération cellulaire est très active. C'est ce qu'on observe dans les fig. 10, 11, 12 et 13 de la pl. VI.

Enfin, au moment où la plaque germinative est achevée, on voit encore de nombreuses cellules situées dans la couche protoplasmique placée immédiatement au-dessous d'elle.

Il est permis de conclure de ces faits que, pendant la période de formation de la plaque germinative, les cellules endodermiques se portent surtout dans le voisinage immédiat des régions où se font une prolifération cellulaire très active et une absorption considérable de matériaux nutritifs. Je reviendrai ultérieurement sur cette observation.

Les caractères que présentent les cellules endodermiques pendant cette période et les changements intimes qu'elles subissent, sont, d'un autre côté, très intéressants à observer. Certaines d'entre elles conservent, au moins en apparence, leurs caractères normaux, c'est-à-dire qu'elles sont formées d'un noyau contenant un réseau chromatique bien net et entouré d'une couche protoplasmique envoyant des prolongements entre les globules deutolécithiques voisins. Mais, outre les cellules normales, on en trouve de plus ou moins profondément modifiées. Certaines d'entre elles forment en premier lieu des syncytiums. Ceux-ci n'atteignent d'ailleurs jamais de très grandes dimensions, car dans la masse protoplasmique qui les constitue on ne trouve que deux, trois, quatre noyaux, rarement davantage (dans la fig. 8 de la pl. VI, il y a, comme je l'ai fait remarquer plus haut, deux syncytiums ayant six noyaux).

En second lieu, on observe que, parmi les noyaux des cellules vitellines, certains n'ont pas une taille normale, mais sont beaucoup plus petits que les autres. Ces noyaux peuvent ainsi avoir un diamètre deux ou trois fois plus petit que le diamètre normal. En outre, la chromatine de ces petits noyaux est modifiée. Il y a en somme, ici, des cellules dégénérescentes dont les noyaux subissent des phénomènes de chromatolyse. Il y a souvent un petit noyau à côté d'un gros, mais quelquefois aussi deux petits noyaux placés dans le voisinage l'un de l'autre. Ces cellules ou noyaux dégénérescents se rencontrent en n'importe quel point de la masse vitelline; ils sont quelquefois plus abondants au voisinage de la bande germinative en formation, comme les cellules endodermiques elles-mêmes.

Enfin, un autre caractère des cellules endodermiques, c'est qu'elles ne se multiplient pas par division indirecte, mais par amitose. Jamais je n'ai observé de figures karyokinétiques dans

ces cellules. Très souvent, on trouve deux noyaux très voisins, provenant manifestement d'une division récente, mais jamais on ne voit aucune strie entre eux, comme cela a lieu dans les divisions indirectes. D'ailleurs, les phénomènes de division directe sont très faciles à observer, car on trouve un assez grand nombre de noyaux offrant un étranglement plus ou moins marqué. Souvent, l'étranglement divise le noyau en deux moitiés égales, mais quelquefois les deux parties sont très inégales et il s'agit alors d'un véritable phénomène de bourgeonnement.

Les cellules endodermiques, pendant la formation de la plaque germinative, sont donc en voie de dégénérescence. Comme je l'ai fait remarquer dans le chapitre relatif à la segmentation, cette dégénérescence peut déjà s'observer, chez le *Clytra*, avant la formation définitive de l'enveloppe blastodermique. On peut donc conclure que la dégénérescence des éléments endodermiques commence dès qu'ils sont différenciés et se continue ensuite progressivement.

2° Période de fixité.

A peu près au moment où la plaque germinative a atteint ses dimensions normales, se produit le phénomène que l'on désigne sous les noms de segmentation secondaire du vitellus, ou de segmentation vitelline. Comme le mot segmentation prête à ambiguïté et a été effectivement employé dans un sens erroné, je désignerai le phénomène dont il s'agit ici par le nom de *fragmentation vitelline*. Par cette expression, j'entends traduire ce fait que le vitellus se trouve partagé en parties de forme irrégulière et de dimensions inégales, et que, dans cette division, il a un rôle absolument passif.

La fragmentation vitelline commence à se faire à la périphérie du vitellus, à la partie de la surface de l'œuf que la plaque germinative n'occupe pas. Elle progresse ensuite assez vite, mais de telle façon, cependant, qu'il est facile de distinguer différents stades auxquels elle est plus ou moins avancée. De la périphérie du vitellus, elle gagne peu à peu le centre de celui-ci.

Chaque fragment vitellin a une forme plus ou moins arrondie

et contient un assez grand nombre de globules vitellins avec une, deux, trois ou quelquefois quatre cellules endodermiques. Au centre de l'œuf les fragments sont moins arrondis qu'à la périphérie, car la pression qu'ils exercent l'un sur l'autre leur fait prendre une forme polyédrique. Quant à leurs dimensions, elles sont extrêmement variables. Certains sont petits et d'autres beaucoup plus volumineux. Ainsi que je l'ai dit au début de ce chapitre, Balfour considérait le phénomène de la fragmentation vitelline comme un fait de segmentation véritable, c'est-à-dire dans lequel le vitellus aurait eu un rôle actif. Or, à ce moment du développement, ce qui reste du vitellus ne saurait être considéré autrement que comme une matière inerte. Le phénomène de la fragmentation est donc dû uniquement à l'activité des cellules endodermiques disséminées dans le vitellus. Ces dernières tendent évidemment à absorber peu à peu les matériaux qui les entourent, et elles jouent, vis-à-vis des globules vitellins et du liquide qui baigne ceux-ci, le rôle de centres d'attraction. A un moment donné, les forces attractives exercées par les cellules sont assez fortes pour que le vitellus se répartisse d'une façon bien définie autour de chaque centre. Le centre de chaque groupement peut être d'ailleurs formé d'une seule ou de plusieurs cellules, suivant la disposition de ces cellules les unes par rapport aux autres et par rapport aux éléments vitellins voisins. Quand les fragments vitellins sont constitués, les cellules qui y sont contenues se trouvent, par suite, immobilisées. Elles exercent alors leur action digestive sur les globules vitellins qu'elles se sont en quelque sorte incorporés. Les fragments vitellins persistent jusqu'à la fin du développement, comme le montrent les diverses fig. de la pl. IX.

Au moment de l'éclosion, on les retrouve encore bien distincts les uns des autres, avec les cellules endodermiques à leur intérieur. A partir de la fin du neuvième jour, ils se trouvent complétement inclus dans l'intestin moyen, mais ils ne se désagrègent pas encore, fait qui se produit seulement à l'époque de l'éclosion. Chez la jeune larve, en effet, on trouve, dans le tube digestif une matière provenant de la désagrégation des fragments vitellins et contenant encore, çà et là, des globules léci-

thiques peu altérés et des noyaux provenant des cellules endodermiques.

Pendant la deuxième période, le volume des segments vitellins diminue au fur et à mesure que leurs globules lécithiques sont digérés par les cellules endodermiques. Lorsqu'ils sont renfermés dans l'intestin moyen, leur ensemble occupe, en effet, un volume beaucoup plus faible qu'au début de la fragmentation vitelline. Quant aux cellules endodermiques, elles poursuivent le cours de leur dégénérescence. Leurs noyaux se fragmentent par amitose, de sorte que, à un moment donné, certains fragments vitellins peuvent contenir un assez grand nombre de noyaux dans leur intérieur; ils en présentent quelquefois trois ou quatre dans la même coupe. Certains de ces noyaux disparaissent d'ailleurs complètement avant la fin du développement.

On peut donc conclure que chez le *Clytra*, la dégénérescence de l'endoderme commence dès sa formation et se continue progressivement jusqu'à l'éclosion de la larve. Pendant ce temps, les cellules encore actives sont utilisées pour la digestion du vitellus nutritif contenu dans l'œuf.

b. — GASTROPHYSA RAPHANI.

Chez cette espèce, les cellules endodermiques évoluent à peu près comme chez le *Clytra læviuscula*, avec, cependant, des différences secondaires.

Pendant la période de mobilité, qui dure aussi jusqu'à la fin de la formation de la plaque germinative, les noyaux des cellules endodermiques grossissent peu à peu et finissent par avoir des dimensions beaucoup plus grandes que celles des noyaux des autres cellules embryonnaires. Ce phénomène était très peu marqué chez le *Clytra*, ce qui tient sans doute à ce que, dans cette dernière espèce, le nombre des cellules vitellines est beaucoup plus considérable que chez le *Gastrophysa*. La grosseur des éléments paraît ainsi pouvoir suppléer à leur nombre. De même aussi, les cellules dégénérescentes, chez le *Gastrophysa*, sont beaucoup moins nombreuses que chez le *Clytra*. Ce fait est lié aussi, évidemment, à ce que les cellules endodermiques sont peu

nombreuses et commencent par augmenter le volume de leur noyau avant de dégénérer. Chez le *Clytra*, au contraire, les cellules qui sont dans le vitellus étant très nombreuses et ne grossissant pas doivent donner naissance à des cellules dégénérescentes plus abondantes. D'ailleurs, il n'y a là qu'une différence de quantité, car on ne tarde pas à voir certains noyaux se diviser par un simple étranglement et, aussi, entrer nettement en voie de dégénérescence.

La répartition des cellules endodermiques, pendant la formation de la plaque germinative, se fait fondamentalement comme chez le *Clytra læviuscula*. Mais, ici également, le petit nombre de ces cellules fait que celles qui viennent se placer au voisinage des parties en voie de croissance sont beaucoup moins nombreuses que chez cette dernière espèce.

La fragmentation vitelline se produit suivant le même processus que chez le *Clytra læviuscula*. Les fragments vitellins sont de dimensions variables comme toujours; ils sont généralement très volumineux. Ils contiennent des cellules moins nombreuses que chez le *Clytra*, mais cependant on y voit quelquefois deux noyaux ou même trois. Ces derniers continuent à se multiplier par fragmentation, mais ne sont jamais aussi nombreux dans chaque fragment, même à des stades avancés, que chez le *Clytra læviuscula*. Quand tout le vitellus est renfermé dans l'intestin moyen, les fragments vitellins ont déjà perdu beaucoup de leur volume. Ils disparaissent plus tard comme chez le *Clytra*.

c. — CHRYSOMELA MENTHASTRI.

Durant la période de mobilité, les cellules endodermiques ont les mêmes caractères que chez le *Gastrophysa raphani*. Elles sont, comme dans cette dernière espèce, relativement peu nombreuses. Les noyaux des cellules commencent aussi par grossir et ne présentent pas tout de suite des signes bien nets de dégénérescence. Mais on peut observer cependant, çà et là, des divisions par amitose. Les noyaux sont généralemeut isolés et on ne trouve guère de syncytiums semblables à ceux du *Clytra*. Les parties endodermiques modifiées pour la formation de la bande germi-

native offrent également peu de cellules vitellines dans leur voisinage immédiat.

La fragmentation vitelline se fait suivant le même processus que chez les deux espèces précédentes, et les fragments vitellins évoluent comme ceux du *Gastrophysa raphani*. La dégénérescence des noyaux contenus dans les fragments paraît se faire cependant plus vite que dans cette espèce.

d. — LINA POPULI ET LINA TREMULÆ.

On a vu dans le chapitre sur la segmentation que les cellules endodermiques commencent à former des syncytiums très développés avant la fin de la segmentation, et aussi à se diviser par amitose. Au moment de la formation de la plaque germinative, les syncytiums ont en grande partie disparu, par suite, sans doute, de la séparation des cellules qui les constituaient.

Les noyaux grossissent aussi d'une façon notable par rapport aux autres noyaux des cellules embryonnaires. Ils se multiplient comme dans les trois espèces précédentes, par amitose.

La fragmentation vitelline s'opère comme précédemment, et les fragments vitellins, avec les cellules vitellines contenues, évoluent comme chez les espèces précédentes.

e. — AGELASTICA ALNI.

Chez cette espèce on peut distinguer, comme précédemment, une première période pendant laquelle les cellules endodermiques restent libres dans le vitellus, et une deuxième période qui correspond à la fragmentation vitelline.

Première période.

Les cellules endodermiques restent peu abondantes pendant cette période, mais leurs noyaux augmentent dans des proportions énormes. Autour de ces gros noyaux, le protoplasma forme des irradiations très développées qui donnent aux cellules un aspect caractéristique. Au début de la première période, on

trouve peu ou pas de cellules dégénérescentes. Mais à la fin, on en rencontre un certain nombre. Les noyaux se divisent par division directe. Mais ici, comme aussi parfois chez les espèces précédentes, on peut observer des cas où les chromosomes subissent, dans les noyaux, une orientation assez visible, rappelant plus ou moins ce qui se passe dans les divisions indirectes. De plus, surtout au moment de la dégénérescence, chaque noyau paraît pouvoir se diviser en plusieurs noyaux plus petits ; à la place d'une cellule on trouve alors un certain nombre de cellules dégénérescentes, caractérisées par un corps protoplasmique un peu colorable par l'hémalun et contenant un ou deux corpuscules fortement colorables.

La répartition des cellules vitellines, pendant la première période, se fait de manière que les parties qui forment la plaque germinative n'aient dans leur voisinage qu'un nombre relativement restreint de ces cellules. Pendant la période de différenciation ectodermique surtout, les cellules vitellines ne s'approchent guère de l'ectoderme épaissi. Mais ici, ce fait est dû encore à ce que les cellules endodermiques sont très peu nombreuses. Vers la fin de la formation de la plaque germinative, les cellules vitellines se rapprochent davantage de celle-ci.

Deuxième période.

Pendant cette période, les cellules endodermiques se comportent comme chez les espèces précédentes. La fragmentation vitelline a lieu de la même manière, à la même époque du développement. La digestion des aliments vitellins et la dégénérescence des cellules renfermées dans les fragments vitellins se produisent d'une façon identique.

Remarques sur l'évolution de l'endoderme.

Si la signification des cellules vitellines a été jusqu'aujourd'hui extraordinairement discutée, la manière dont elles se comportent pendant le développement ne l'a pas été moins. L'existence surtout de cellules dégénérescentes, semblant bien distinctes

des autres cellules vitellines, a conduit la plupart des auteurs à distinguer des cellules vitellines de diverses catégories et ayant des rôles différents. Je n'entrerai pas ici dans l'examen détaillé des diverses manières de voir qui ont été émises à ce sujet, mais je me bornerai à signaler brièvement les principales.

Kowalevsky (86), en formulant sa théorie de la gastrulation chez les Insectes, se borne à dire que les cellules vitellines sont des cellules spéciales chargées de digérer le vitellus nutritif. **Graber** (89) observa chez le *Melolontha*, en 1878 et en 1889, que certaines cellules se détachent du feuillet interne (mésoderme) et se rendent dans le vitellus. Elles auraient, d'après lui, des caractères les différenciant nettement des autres cellules vitellines, et présenteraient des indices de division indirecte.

Wheeler (88), dans son travail sur le *Doryphora decemlineata*, signala de nombreuses cellules dégénérescentes dans le vitellus. Mais, pour lui, ces cellules s'échapperaient des extrémités antérieure et postérieure épaissies du mésendoderme (ce mésendoderme de **Wheeler** est le vrai mésoderme). **Wheeler** représente ces cellules dégénérescentes dans plusieurs des figures de son mémoire. Pour expliquer leur signification, cet auteur éprouve les plus grandes difficultés. Il commence par supposer que ces noyaux dégénérescents sont de nature endodermique, et que, primitivement, ils avaient pour rôle de digérer le vitellus, tandis que ce rôle étant actuellement rempli par les cellules vitellines, les noyaux dégénérescents sont devenus inutiles. **Wheeler** remarque que les cellules vitellines manquent au voisinage des deux points où se produisent les noyaux dégénérescents.

Korotneff (85), chez le *Gryllotalpa*, retrouva des noyaux dégénérescents, et d'autres auteurs les signalèrent chez différents Insectes. Je ne ferai qu'indiquer l'opinion de **Tichomiroff** (92), d'après laquelle ces éléments pourraient contribuer à la formation de différents organes, tels que le corps graisseux, les globules sanguins, et même les cellules sexuelles, et j'arriverai tout de suite aux travaux récents d'**Heymons** (95). Cet auteur a, en effet, étudié le premier, avec un soin spécial, la question des cellules vitellines.

Heymons commence par distinguer nettement les cellules

vitellines des cellules dégénérescentes, et il donne à ces dernières le nom de *paracytes*. Les cellules vitellines se distingueraient par deux caractères principaux : en premier lieu, leur noyau atteint une grosseur considérable, et en second lieu elles se multiplient par amitose. Comme on l'a vu plus haut, mes observations concordent absolument, à ce point de vue, avec celles d'**Heymons**, sauf que le grossissement anormal des noyaux peut n'être pas toujours très marqué et qu'alors le nombre peut suppléer au volume (*Clytra læviuscula*).

Les conclusions d'**Heymons** relatives aux cellules dégénérescentes me paraissent absolument discutables, et je ne puis me ranger à l'opinion de cet auteur. **Heymons** observe d'abord que les paracytes se trouvent chez toutes les espèces qu'il a étudiées. Il admet qu'ils peuvent apparaître avant la formation du mésoderme, dès la période que j'ai appelée période de différenciation ectodermique. Mais, pour lui, ils émanent du blastoderme. Plus tard, **Heymons** retrouve les paracytes au voisinage de la bande germinative, particulièrement de son extrémité antérieure et de son extrémité postérieure; il admet qu'alors ils proviennent du mésoderme. Ils sont généralement dans la couche périphérique du vitellus, et même quelquefois au milieu des cellules de la bande mésodermique. Enfin, les paracytes sont aussi abondants au voisinage des cellules génitales, et celles-ci pourraient également dégénérer en prenant les caractères des paracytes. Finalement, l'auteur conclut que les paracytes sont des cellules dégénérescentes qui n'appartiennent en propre à aucun feuillet et à aucun tissu plutôt qu'à un autre.

Je n'ai jamais, quant à moi, observé d'autres cellules dégénérescentes que celles qui proviennent manifestement des cellules vitellines ordinaires, c'est-à-dire des cellules endodermiques. Comme je l'ai décrit précédemment, ces cellules dégénérescentes peuvent apparaître plus ou moins nombreuses avant la fin même de la segmentation. Quelquefois, les cellules vitellines étant peu nombreuses dégénèrent un peu moins vite, et surtout ne donnent pas naissance à d'abondants noyaux dégénérescents, de sorte que ces derniers s'observent moins facilement. Enfin, les cellules vitellines étant, pendant leur période de mobilité,

réparties surtout au voisinage de la bande germinative en formation et des cellules sexuelles, les cellules dégénérescentes sont logiquement aussi plus abondantes aux mêmes endroits. Au sujet de la remarque de Wheeler, signalée plus haut, relativement à l'absence de cellules vitellines aux deux points où apparaissent les cellules dégénérescentes, il est probable que ce sont les noyaux des cellules vitellines elles-mêmes qui, dans ce cas, s'étaient transformés en éléments dégénérescents.

A la vérité, j'ai quelquefois observé certains éléments cellulaires appliqués contre la face interne de la couche ectodermique épaissie. Mais ces cellules ne dégénéraient pas, et elles étaient bien probablement des éléments n'ayant pu trouver place dans l'assise ectodermique commune, à cause de la très grande compression latérale que les cellules y exercent l'une contre l'autre. Il arrive alors que certains éléments sont chassés de l'assise commune et obligés de se placer à un autre niveau; ils semblent émigrer de l'ectoderme, mais il est facile de voir qu'ils restent contre celui-ci et ne vont pas dans le vitellus pour y dégénérer. Peut-être aussi, certaines de ces cellules, placées en dehors de la ligne commune, sont-elles des cellules ectodermiques arrivées en retard au moment de la formation définitive de l'enveloppe blastodermique et obligées, par suite, de se placer sous la couche ectodermique. Ces faits n'ont d'ailleurs aucune importance si on les envisage ainsi.

Je ferai enfin remarquer que l'opinion d'Heymons, d'après laquelle les cellules dégénérescentes pourraient dériver, soit de l'ectoderme, soit du mésoderme, soit des cellules génitales, est difficilement acceptable, car une origine aussi variée est bien improbable. Je conclus donc que les cellules dégénérescentes sont des cellules vitellines, c'est-à-dire des cellules endodermiques ayant perdu leurs caractères normaux et en train de disparaître.

L'évolution de l'endoderme, telle que je viens de la décrire, ne s'applique qu'à la grande majorité des Insectes; chez quelques Insectes inférieurs et chez certains Insectes parasites, comme je l'ai dit au début de ce chapitre, il y a des particularités intéressantes à relever. Malheureusement, les recherches relatives à

ces cas spéciaux sont très insuffisantes et ont besoin d'être reprises complètement. Je ne puis donc donner ici que quelques indications sur la manière dont je crois devoir interpréter les résultats de ces recherches trop incomplètes. J'examinerai successivement le cas des Thysanoures et des Libellulides, et celui des Hyménoptères parasites.

Cas des Thysanoures et des Libellulides.

Les Thysanoures sont, comme on le sait, les Insectes les plus inférieurs, et les Libellulides elles-mêmes ont des affinités étroites avec les Insectes primitifs.

Le développement des Thysanoures a été étudié par divers observateurs, mais, au sujet de l'évolution de l'endoderme, on ne peut tenir compte que du travail d'**Heymons** (97) sur le *Lepisma saccharina*. Les cellules vitellines se produisent ici comme chez les Chrysomélides et la plupart des Insectes, c'est-à-dire pendant la période de segmentation elle-même. Durant la formation de la plaque germinative, on observe aussi des cellules dégénérescentes, et il se produit ensuite une fragmentation vitelline comme chez les autres Insectes. D'après **Heymons**, chaque fragment vitellin ne contient qu'une cellule dans son intérieur. Les fragments vitellins persistent jusqu'au moment de l'éclosion. Alors apparaît une lumière dans la région axiale de la masse vitelline, et les fragments vitellins, qui se sont écartés pour donner naissance à cette lumière, prennent une disposition régulière le long de la couche mésodermique qui entoure le vitellus. Les cellules contenues dans certains d'entre eux se multiplient par division indirecte, et donnent naissance à des nids de cellules ou de noyaux qui finissent par constituer une couche épithéliale *qui est l'épithélium de l'intestin moyen*. **Heymons** n'a pu suivre la formation complète de cet épithélium, car elle n'a lieu que dans les instants qui suivent l'éclosion, et il n'avait à sa disposition que des larves fixées au moment même de l'éclosion ou un certain temps après. Mais ce qu'il en a vu lui permet de conclure que, chez le

Lépisme, les cellules endodermiques constituent l'épithélium de l'intestin moyen.

D'après **Heymons**, les cellules endodermiques, pendant le développement embryonnaire du Lépisme, ne présenteraient pas de division directe, contrairement à ce qui se produit chez les Insectes où l'endoderme est appelé à disparaître complètement après la digestion du vitellus nutritif. Comme plus tard, au moment où elles vont fournir l'épithélium de l'intestin moyen, elles se multiplient par division indirecte, la loi d'après laquelle toute cellule qui s'est divisée directement ne se diviserait plus jamais ensuite par mitose, ne serait pas contredite dans le cas présent. Mais si, comme je le pense, les paracytes d'**Heymons** sont des cellules endodermiques, on doit admettre que, même chez le Lépisme, certaines de ces dernières peuvent dégénérer, tandis que les autres conservent leurs caractères normaux et contribuent à former l épithélium de l'intestin moyen.

Le développement des Libellulides a été étudié également par **Heymons** (96). Mais, dans le travail qu'il a publié en 1896, cet auteur se borne à dire que, d'après ses observations, l'épithélium de l'intestin moyen se forme aux dépens de l'endoderme ; il ne donne aucun renseignement sur les détails de cette formation.

Cas des Hyménoptères parasites.

Chez les Aphides vivipares, le vitellus nutritif diminue beaucoup, mais il est encore ordinairement assez abondant, et les cellules endodermiques semblent évoluer comme chez les autres Insectes supérieurs.

Chez les Hyménoptères parasites, la diminution du vitellus nutritif est beaucoup plus marquée et peut aller jusqu'à la disparition à peu près complète ; on peut donc se demander ce que deviennent les cellules vitellines et par suite les cellules endodermiques, dans ce cas spécial. Comme je l'ai dit dans le chapitre relatif à l'historique des travaux sur le développement des Insectes, les cellules vitellines, d'après les observations de **Koulaguine** et de **Marchal**, sont en nombre très restreint ou même

manquent totalement. Il en résulte que l'endoderme, ici, ne se produit pas du tout ou est à peine représenté par quelques cellules. Ce résultat peut paraître, à première vue, extraordinaire. On comprend bien que le vitellus manquant, les cellules vitellines fassent également défaut, mais on peut être tenté de croire qu'il y a là une raison pour ne pas admettre l'identité entre les cellules vitellines et l'endoderme. Aussi, **Marchal** appelle-t-il endoderme la couche cellulaire qui forme l'épithélium de l'intestin moyen, et accorde-t-il tout au plus aux quelques cellules vitellines qui peuvent se produire chez le *Platygaster*, la valeur d'un endoderme vestigial. La distinction entre un *endoderme vestigial* et un *endoderme actuel* n'est cependant pas possible. Les cellules vitellines, chez les Hyménoptères parasites comme chez les autres Insectes, représentent l'endoderme, et quand, par suite de la disparition complète du vitellus nutritif, les cellules vitellines font défaut, l'endoderme lui-même manque complètement. Je donnerai l'explication de cette anomalie dans le chapitre VII et je me bornerai à résumer ici le présent chapitre de la manière suivante : l'endoderme forme l'épithélium de l'intestin moyen, seulement chez quelques Insectes inférieurs; ailleurs, il a seulement pour rôle de digérer le vitellus nutritif; ce dernier venant même à manquer, l'endoderme n'a plus de rôle à remplir et n'apparaît même plus.

(*A suivre.*)

Explication de la planche VI.

Fig. 1. — Coupe équatoriale d'un œuf de *Clytra læviuscula* au stade de la différenciation ectodermique. — *m*, bande ectodermique médiane; *l*, bandes ectodermiques latérales; *f*, ligne de séparation de la bande médiane et des bandes latérales. — Grossis. 210.

Fig. 2. — Coupe équatoriale d'un œuf de *Clytra læviuscula* au stade de la gouttière mésodermique. — Grossis. 210.

Fig. 3. — Coupe équatoriale d'un œuf de *Clytra læviuscula* faite à un stade un peu plus avancé que celle de la fig. précédente. — Grossis. 210.

Fig. 4. — Coupe transversale d'un œuf de *Clytra læviuscula* faite un peu en arrière de la région équatoriale, au moment où la gouttière mésoder-

mique est fermée depuis peu. — *ec*, ectoderme; *ms*, mésoderme; *ca*, cavité amniotique. — Grossis. 210.

Fig. 5. — Coupe équatoriale d'un œuf de *Clytra læviuscula* au moment de l'apparition des neuroblastes. — *ec*, ectoderme; *ms*, mésoderme; *nr*, neuroblaste. — Grossis. 210.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un œuf de *Clytra læviuscula* au moment de la formation des appendices. — *br*, bourgeon ectodermique et mésodermique devant former l'appendice; *ca*, cavité amniotique; *co*, cavité cœlomique; *m s'*, mésoderme de la région terminale de la plaque embryonnaire. — Grossis. 210.

Fig. 7. — Coupe transversale d'un œuf de *Clytra læviuscula* au moment de la formation des cavités cœlomiques. — *le*, lame mésodermique externe: *li*, lame mésodermique interne; *co*, cavité cœlomique; *nr*, neuroblastes. — Grossis. 210.

Fig. 8. — Coupe longitudinale médiane d'un œuf de *Clytra læviuscula* au stade de la différenciation ectodermique. — *a*, extrémité antérieure de l'œuf; *p*, extrémité postérieure; *v*, face ventrale de l'œuf; *d*, face dorsale de l'œuf; *gn*, cellules sexuelles. — Grossis. 120.

Fig. 9. — Coupe longitudinale médiane d'un œuf de *Clytra læviuscula* à un stade un peu plus avancé que le précédent. Les lettres ont la même signification que dans la fig. précédente. — Grossis. 120 (l'œuf avait ici une grosseur anormale).

Fig. 10. — Coupe longitudinale correspondant à un stade un peu plus avancé que la suivante. — *pap*, poche amniotique postérieure; *am*, amnios; *ms*, mésoderme; *sr*, séreuse. — Grossis. 175.

Fig. 11. — Coupe longitudinale passant par l'extrémité postérieure d'un œuf de *Clytra læviuscula* au moment où la poche amniotique postérieure commence à se former. — *pap*, poche amniotique postérieure; *gn*, cellules sexuelles. — Grossis. 175.

Fig. 12. — Coupe d'un embryon de *Clytra læviuscula* (perpendiculaire au plan de symétrie), passant par la poche amniotique postérieure au moment où elle est invaginée dans l'intérieur du vitellus. Lettres ayant même signification que dans la figure suivante.

Fig. 13. — Coupe longitudinale d'un embryon de *Clytra læviuscula*, perpendiculaire au plan de symétrie (coupe frontale). — *pap*, poche amniotique postérieure; *pa*, poche amniotique antérieure; *sp*, sillon postérieur; *sa*, sillon antérieur; *ms*, mésoderme. — Grossis. 120.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LE MÉCANISME

DE LA CICATRISATION DES PLAIES DE LA CORNÉE[1]

Par L. RANVIER

PLANCHES VII, VII bis ET VIII.

INFLUENCE HISTOGÉNÉTIQUE D'UNE FORME ANTÉRIEURE, A PROPOS DE LA RÉGÉNÉRATION DE LA MEMBRANE DE DESCEMET.

Nous connaissons l'influence d'un premier cristal sur la cristallisation. Peut-on observer des phénomènes analogues dans la formation des tissus organiques? Quelques expériences sur la régénération de la membrane de Descemet permettent de répondre à cette question par l'affirmative.

La membrane de Descemet occupe, comme on le sait, la face postérieure de la cornée. Elle paraît amorphe, vitrée; mais, en réalité, elle est formée, ainsi que Henle l'a établi, d'un nombre considérable de lamelles extrêmement minces, superposées comme les feuillets d'un livre. Elle adhère, en avant, aux lames de la cornée. En arrière, elle est séparée de l'humeur aqueuse par une couche de cellules endothéliales. C'est l'endothélium de Descemet.

On peut employer deux procédés pour atteindre, diviser ou détruire partiellement la membrane de Descemet et son endothélium. Le premier consiste à faire, au moyen d'un instrument tranchant, une plaie pénétrante de la cornée; le second à introduire une aiguille à cataracte dans la chambre antérieure de l'œil, à amener sa pointe au contact de la face postérieure de

1. Suite du mémoire paru dans le fasc. 1 du t. II de ces *Archives*, p. 44.

Août 1898.

la cornée et à la faire agir de manière à inciser la membrane de Descemet et les lames cornéennes les plus profondes. Cette petite opération a déjà été pratiquée par le professeur **His** et par le professeur **Panas**. Elle est suivie d'un résultat constant. Il se forme au niveau de la solution de continuité un épaississement considérable et un trouble plus ou moins prononcé de la cornée.

Du sixième au septième jour la tuméfaction disparaît et la cornée redevient transparente.

A quoi tiennent le gonflement de la cornée et l'opacité de la partie tuméfiée? Pourquoi ces lésions disparaissent-elles du sixième au septième jour? Ce sont là des questions auxquelles mes recherches antérieures sur l'histologie de la cornée me permettent de répondre. Les fibrilles qui constituent les lames cornéennes sont très hygrométriques. Dès que la membrane de Descemet et son endothélium sont supprimés en un point, l'humeur aqueuse pénètre et les fibrilles se gonflent. Lorsqu'elles sont gonflées par l'introduction d'un liquide moins réfringent qu'elles-mêmes leur indice de réfraction diminue. Les cellules fixes de la cornée ne se laissent point imbiber et conservent, par conséquent, leur indice de réfraction. Dès lors le milieu cornéen, n'étant plus homogène, perd de sa transparence.

Le gonflement et l'opacité sont donc deux phénomènes connexes.

Si l'on sacrifie l'animal (ces expériences ont été faites chez le Lapin) au moment ou peu après le retour de la transparence, c'est-à-dire le septième jour, et que l'on examine la cornée opérée sur des préparations faites comme il convient (voir mes Notes antérieures), on constate que la membrane de Descemet a été coupée ou détruite dans une région plus ou moins étendue et que toute la solution de continuité est maintenant recouverte d'une nouvelle couche endothéliale. A la limite de l'incision, la membrane vitrée, généralement coupée ou cassée d'une manière nette, est légèrement repliée en avant. L'endothélium l'accompagne dans cette inflexion, puis il se continue au delà sur toute la surface de la petite plaie. Si les lames cornéennes ont été attaquées par le tranchant de l'aiguille, cette surface est irrégu-

lière; souvent même des lames cornéennes, sous l'influence de la pression exercée par l'aiguille, après avoir été divisées, sont écartées légèrement. L'endothélium, en pleine végétation, a pénétré partout où un chemin lui a été ouvert. En bien des points, au lieu de former une simple couche cellulaire, ce qui est sa condition normale, il se montre sous la forme de petits amas dans lesquels on voit plusieurs rangées de cellules. *La définition des endothéliums perd ainsi un de ses termes les plus importants.*

Il n'y a pas encore trace de la régénération de la membrane vitrée elle-même. Cependant le gonflement a disparu. L'humeur aqueuse a cessé de pénétrer les lames cornéennes. Donc, pour atteindre ce but, l'endothélium suffit : la vitrée n'est point nécessaire.

J'arrive maintenant au fait essentiel, celui qui m'a fourni le sujet de cette Note, je veux dire la régénération de la membrane de Descemet.

Cette membrane est de formation endothéliale. Chez de jeunes embryons de Mammifères, elle n'existe pas encore, alors que l'endothélium est déjà constitué. Elle apparaît, par exemple, chez l'embryon de Mouton de 0 m. 08, sous la forme d'une lamelle à peine perceptible, au-dessous des cellules endothéliales. Elle n'est pas plus épaisse alors que la plaque endothéliale qui limite ces cellules à leur face postérieure et qui conservera la même épaisseur pendant l'existence entière. Puis peu à peu, à mesure que l'embryon se développe, la membrane vitrée s'épaissit pour atteindre chez l'adulte 10 μ.

Dans la régénération consécutive aux incisions ou aux destructions partielles, la membrane de Descemet se développe d'une façon un peu différente. Elle apparaît bien d'abord au-dessous de l'endothélium préformé, comme chez l'embryon, mais non partout en même temps. Elle commence à se montrer au voisinage immédiat, ou plutôt au contact de l'ancienne membrane, et de là sa formation gagne peu à peu le centre de la plaie.

J'ai des préparations dans lesquelles la périphérie de la plaie est munie d'une membrane vitrée de nouvelle formation, tandis

que son centre en est encore dépourvu. La nouvelle membrane est d'une grande minceur, elle s'insère sur l'ancienne et, fait fort important, non point sur sa surface de section, mais sur le dos de la convexité qu'elle forme en s'incurvant en avant, comme je l'ai dit plus haut. Cela est important, en effet, parce que l'on est ainsi conduit à admettre que ce ne sont pas les lamelles de l'ancienne membrane vitrée qui se poursuivent dans la nouvelle, mais que les lamelles de cette dernière sont nouvellement formées. L'influence de la vieille membrane vitrée sur l'édification de la jeune est donc toute de contact. Il y a là quelque chose d'analogue à l'accroissement d'un cristal dans une solution saturée du même sel; seulement il intervient dans la régénération de la membrane une autre condition qu'il ne faut pas oublier, et cette condition est primordiale : *l'activité formatrice des cellules endothéliales*. C'est seulement à la face antérieure des cellules endothéliales que les lamelles de la membrane de Descemet peuvent être élaborées. Ce sont ces cellules qui sécrètent les lamelles en question et chez l'embryon, il ne faut pas l'oublier, il ne leur manque rien pour accomplir cette fonction. Dans la régénération, au contraire, elles y sont sollicitées par la présence ou plutôt le contact d'un organe ayant une structure définie, celle-là même que va prendre la nouvelle membrane.

Je dois quelques renseignements techniques à ceux qui voudront répéter mes expériences.

Les coupes de cornées durcies par le liquide de Müller ou par le liquide osmochromoacétique de Flemming, colorées par le picrocarminate d'ammoniaque, puis traitées par la glycérine additionnée de $\frac{1}{100}$ d'acide formique, montrent la membrane de Descemet, l'ancienne et la nouvelle, rouge foncé. Si, après l'action du liquide de Flemming, on colore par la thionine, on obtient le plus souvent, mais non d'une manière constante, des préparations dans lesquelles les cellules de l'épithélium antérieur sont violettes, tandis que le ciment qui les sépare est vert bleuâtre; les lames cornéennes sont teintées de violet faible, grisâtre; les cellules fixes sont violettes; la membrane de Descemet verte; les cellules endothéliales violettes.

Mécanisme histologique de la cicatrisation ; de la réunion immédiate vraie.

La réunion immédiate ordinaire, celle qui se produit par l'intermédiaire des fibres synaptiques, n'est pas la plus simple. Il faut distinguer une réunion immédiate synaptique et une réunion immédiate vraie. Cela ressort des expériences que je vais exposer.

On pratique sur la cornée d'un Lapin vivant, au moyen d'un couteau à cataracte, une série d'incisions parallèles, les unes superficielles, les autres profondes. Ces incisions doivent être voisines les unes des autres. Il convient qu'aucune ne soit pénétrante. La cornée reste transparente. Presque toutes les plaies consécutives aux incisions se remplissent de cellules épithéliales provenant du glissement et de l'éboulement de l'épithélium circonvoisin. Les cellules épithéliales qui s'avancent en masse sur chacune des lèvres de la plaie arrivent au contact et se soudent. Au bout de vingt-quatre heures, quelle que soit la profondeur de la plaie, celle-ci possède un revêtement épithélial continu, dans lequel il est impossible de distinguer les lieux de la soudure. Toutes les cellules sont séparées et unies par le même ciment, le ciment intercellulaire physiologique, qui, comme je l'ai dit précédemment, se colore en bleu verdâtre par la thionine.

Ce phénomène de soudure épithéliale paraît correspondre à la réunion immédiate la plus simple qui se puisse voir. Il n'y est pas employé d'autres matériaux que ceux du tissu lui-même. On ne doit y faire intervenir ni lymphe plastique, ni prolifération.

Peut-on observer, dans la partie conjonctive de la cornée, des phénomènes du même ordre ou plus simples encore? Tant que j'ai fait dans cette membrane une ou deux incisions seulement, comprenant le tiers ou la moitié de son épaisseur, il m'a été impossible de le savoir, parce que toujours les lèvres de la plaie étaient écartées l'une de l'autre par la masse épithéliale éboulée. Dans ces conditions, la réunion immédiate vraie ne saurait se produire.

Il paraissait difficile d'éviter la pénétration des cellules épithéliales entre les lèvres de la plaie. Enlever l'épithélium par

raclage sur une partie de la surface de la cornée et faire ensuite une incision dans la partie dénudée semblait fort logique. J'ai tenté l'expérience. Probablement à cause de la violence du traumatisme ou de l'action du liquide lacrymal, la réunion immédiate vraie ne s'est pas produite. L'épithélium s'est avancé à partir des régions où il avait été ménagé, il est arrivé à la plaie et l'a remplie.

J'ai des préparations dans lesquelles on voit qu'une des lèvres de la plaie a acquis un revêtement épithélial, tandis que l'autre en est encore dépourvue. Si l'on avait attendu quelques heures de plus, l'épithélium aurait sans doute envahi la plaie tout entière. Après être descendu sur l'une de ses lèvres, il aurait remonté l'autre pour s'étendre ensuite sur toute la surface dénudée.

Cette expérience n'ayant pas réussi, il a fallu en imaginer une autre. Il m'a semblé que si l'on pratiquait un grand nombre d'incisions parallèles, les unes profondes, les autres superficielles, comme il est dit plus haut, il faudrait, pour les remplir toutes, une si grande quantité de cellules que le revêtement épithélial deviendrait impuissant à les fournir et que quelques-unes des incisions superficielles pourraient ainsi échapper à l'invasion.

L'expérience a confirmé cette hypothèse. Parmi les petites incisions, surtout celles qui sont entre deux incisions un peu profondes, comprenant par exemple le tiers de l'épaisseur de la cornée, il y en a dont les deux lèvres sont en contact; il ne s'y est pas insinué de cellules épithéliales. A leur niveau, l'épithélium de revêtement a été divisé par l'instrument tranchant et cependant on n'y voit plus rien de la solution de continuité. Il s'est réparé suivant le mécanisme de la réunion immédiate vraie, que j'ai indiqué précédemment.

Tout cela peut être constaté, au bout de vingt-quatre heures, par l'examen de coupes faites, perpendiculairement à la plaie, sur la cornée convenablement fixée et colorée. Mais c'est seulement vingt-quatre heures plus tard, c'est-à-dire dans des plaies de quarante-huit heures, que l'on peut bien observer les détails de la réunion.

J'ai déjà montré qu'à ce moment, dans les plaies comblées

d'épithélium, les prolongements sectionnés des cellules conjonctives bourgeonnent, végètent, s'anastomosent les uns avec les autres et forment ainsi, au-dessous de l'épithélium, une membrane protoplasmique fenêtrée. Il semble évident que si ces prolongements ne s'étendent pas plus loin, c'est que l'épithélium les en empêche, et l'on conçoit aisément que ceux qui occupent une des lèvres de la plaie s'anastomoseraient avec ceux de l'autre lèvre, si elles étaient en contact.

Tel est, en effet, le mécanisme de la réunion immédiate vraie du tissu conjonctif de la cornée dans la plaie de quarante-huit heures, où l'épithélium n'a pas pénétré et dont les lèvres se touchent; on peut voir les cellules conjonctives hypertrophiées émettre des prolongements qui s'insinuent dans la solution de continuité, s'anastomosent et forment ainsi une cicatrice protoplasmique résistante.

Là pas de ciment, comme dans la cicatrice épithéliale, mais seulement accroissement du protoplasma cellulaire et fusion des prolongements protoplasmiques. On pourrait se laisser entraîner à voir dans ce dernier processus un mécanisme plus compliqué parce qu'il est d'observation moins facile; mais si l'on va au fond des choses, il est plus simple. Il est dans la nature des cellules du tissu conjonctif de s'unir les unes aux autres par leurs prolongements. Si donc ces cellules déterminent la formation d'une cicatrice en s'anastomosant entre elles, elles ne font qu'obéir à une de leurs propriétés fondamentales.

Il peut se faire que quelques cellules épithéliales seulement aient pénétré entre les lèvres de la plaie. Elles forment alors un lobule, une sorte de globe, complètement isolé au sein du tissu conjonctif. On dirait un lobe d'épithéliome lobulé. Au-dessus et au-dessous de ce lobe, la plaie est fermée par une cicatrice protoplasmique. Ces préparations sont fort démonstratives. Elles permettent de bien juger de la direction et de la forme de la cicatrice, et de voir comment les prolongements des cellules conjonctives se sont agencés pour l'établir. Certains prolongements cellulaires semblent la traverser simplement. Les deux lèvres de la plaie sont alors unies, à ce niveau, par un simple pont protoplasmique.

Quelques expériences que j'ai déjà faites sur la cicatrisation de divers tissus m'autorisent à penser que les faits exposés dans cette Note ont une signification très générale.

Réunion immédiate synaptique.

Si l'on fait à la cornée du Lapin deux incisions parallèles, l'une simple, comprenant le tiers ou la moitié de l'épaisseur de la membrane, l'autre pénétrante, c'est-à-dire allant jusqu'à la chambre antérieure, la plaie pénétrante guérit plus vite que la plaie simple. Pour observer aisément ce phénomène paradoxal, il convient que les deux incisions soient à peu près de la même longueur et qu'elles soient faites au centre de la cornée, à un millimètre l'une de l'autre environ. Les cicatrices étant voisines, on pourra les voir toutes deux dans le champ du microscope, à un faible grossissement, sur des coupes convenablement orientées, et faire ainsi une observation comparative.

S'il n'est survenu aucune complication, vers le quinzième jour, la cicatrice de la plaie pénétrante est achevée, tandis que celle de la plaie simple est encore en voie de formation.

Dans la plaie simple, l'épithélium, qui remplissait à l'origine la solution de continuité, a bien été refoulé par une néoformation conjonctive qui occupe la région profonde de la plaie; mais il ne l'a été que partiellement et il en reste encore une quantité assez considérable pour figurer, au sein de la portion conjonctive de la cornée, un golfe très accusé.

Dans la plaie pénétrante, au contraire, la cicatrice est linéaire pour ainsi dire et l'épithélium a été refoulé de telle sorte qu'il a presque repris son niveau normal.

Tels sont les phénomènes que l'on observe habituellement dans les deux plaies. Comme ils ne sont pas semblables, il est à supposer que le mécanisme de la cicatrisation y est différent. Il l'est en effet. Von Wyss a déjà constaté que dans les plaies pénétrantes il se forme de la fibrine, tandis que dans les plaies simples il n'y en a pas.

Mes observations sur les modifications inflammatoires des membranes séreuses et l'hypothèse qu'elles m'avaient suggérée

m'autorisaient à faire jouer à la fibrine un rôle important dans la cicatrisation. Pour contrôler cette hypothèse, il fallait suivre jour par jour l'évolution des plaies pénétrantes de la cornée jusqu'à l'édification de la cicatrice définitive.

Si l'on examine la plaie quarante-huit heures après l'incision, les phénomènes ne paraissent pas toujours identiques; mais leur variation permet d'en mieux saisir la loi générale.

La région antérieure de la plaie est occupée par une masse épithéliale résultant du glissement et de l'éboulement de l'épithélium circonvoisin, exactement comme dans les plaies simples, tandis que dans sa région postérieure se trouve un réticulum fibrineux. Les mailles de ce réticulum sont remplies d'un liquide séreux contenant des cellules lymphatiques en nombre très restreint.

La masse épithéliale engagée entre les lèvres de la plaie y descend à une profondeur variable et ses rapports avec le réticulum fibrineux ne sont pas exactement les mêmes dans tous les cas. Il peut se faire que leur limite soit bien définie. Au-dessous du bouchon épithélial se trouve alors une couche formée de filaments de fibrine, rapprochés les uns des autres, comme tassés et disposés à la manière d'un hamac.

L'observation attentive de bonnes préparations conduit, le plus souvent, à reconnaître que les rapports de la fibrine et de l'épithélium ne sont pas toujours aussi simples. Au sein de la masse épithéliale elle-même, entre les cellules qui la composent, on voit des travées fibrineuses. Ces travées sont plus ou moins nombreuses, plus ou moins grosses et forment un réseau plus ou moins compliqué, dont les mailles sont occupées par les cellules épithéliales. Je n'ai jamais vu le réseau fibrineux atteindre la surface même de l'épithélium; mais quelquefois il n'en est pas loin. Voici, sans doute, comment les choses se sont passées : la fibrine s'est formée d'abord et son réseau s'est étendu dans la solution de continuité, puis les cellules épithéliales sont descendues dans la plaie et se sont réparties dans tous les espaces qu'elles on trouvés devant elles [1].

1. Peu de temps après l'apparition de la Note que j'ai communiquée à l'Académie l'année dernière, sur le glissement et l'éboulement de l'épithélium dans les plaies simples de la cornée, le professeur **Nussbaum**, de Bonn, qui, comme on le sait, est un des plus distingués parmi les histologistes allemands, m'écri-

Elles n'ont été arrêtées dans leur migration que par la résistance que leur ont offerte, à un moment donné, les filaments fibrineux qu'elles ont refoulés devant elles. C'est ainsi que se forme, sans doute, cette sorte de hamac dont j'ai parlé plus haut.

Les faits les plus intéressants et les plus significatifs peuvent être observés dans les plaies pénétrantes de quatre jours. A ce moment, les cellules fixes qui avoisinent la plaie se sont hypertrophiées et présentent les signes de la multiplication par division indirecte. Elles ont émis des prolongements simples ou ramifiés qui s'étendent sur les travées du réticulum fibrineux. C'est une propriété bien curieuse des cellules conjonctives, quelles qu'elles soient, propriété qu'elles possèdent aussi bien que leurs sœurs les cellules endothéliales, de s'accoler aux surfaces. Il semble qu'elles aient besoin d'un support. Cette propriété a été mise en évidence par mes premiers travaux sur le tissu conjonctif. Tous les histologistes le savent. Mais il semble que, dans les plaies pénétrantes de la cornée, il y ait plus qu'un simple accolement.

En effet, sous l'influence des prolongements des cellules conjonctives, les travées de fibrine se modifient. Elles se colorent plus vivement par le carmin, s'épaississent et se rétractent. Elles deviennent des fibres synaptiques. En certaines régions de la plaie, dans sa partie moyenne notamment, leur rétraction peut être, déjà au bout de quatre jours, assez considérable pour amener au contact les deux lèvres de la solution de continuité.

C'est aussi à cette période de la cicatrisation que des cellules conjonctives, par le fait de la prolifération et de leurs mouvements propres, s'insinuent entre les lèvres de la plaie. On en observe à la surface même des fibres synaptiques.

Que devient le réseau fibrineux inclus dans la masse épithé-

vit qu'un de ses élèves, le Dr Peters, avait fait, sous sa direction, une thèse dans laquelle il avait montré que, après qu'on avait enlevé partiellement, par raclage, l'épithélium de la cornée de la Grenouille, on le voyait se former à nouveau, non par la multiplication des cellules épithéliales du voisinage restées en place, mais par l'extension de ces cellules, qui se déplaceraient en vertu de mouvements amiboïdes (**Albert Peters**, *Regeneration des Epithels der Cornea* ; Bonn, 1885). Il n'est point nécessaire d'insister sur les analogies et les différences des recherches du Dr **Peters** et des miennes. Chacun pourra faire lui-même la comparaison.

liale, réseau dont il a été question plus haut? Sur les travées de ce réseau, aussi bien que sur les travées fibrineuses libres, comprises dans le fond de la plaie, les cellules conjonctives hypertrophiées envoient quelques-uns de leurs prolongements protoplasmiques. Elles s'y transportent aussi, après avoir proliféré, et transforment le réseau fibrineux en réseau synaptique.

Les fibres synaptiques, en se rétractant, déterminent une segmentation de la masse épithéliale. Les conséquences de ce processus sont singulières et méritent d'attirer l'attention. Les parties de l'épithélium séparées par la segmentation forment des lobules arrondis, semblables à ceux de l'épithéliome lobulé. Par la suite, ces lobules sont emprisonnés dans le tissu conjonctif. L'évolution épithéliale s'y poursuivant, il se forme à leur centre des globes épithéliaux, tout comme dans les cancroïdes. A la longue, ils disparaissent entièrement par régression.

Les fibres synaptiques qui se sont formées au sein de la masse épithéliale et qui en ont déterminé la segmentation, deviennent le point de départ d'une vraie formation conjonctive. Comme elles se sont rétractées et que, à leur niveau, les deux lèvres se sont rapprochées, l'édification du tissu cicatriciel définitif est facile, et finalement il ne forme plus entre elles qu'une couche très mince. Ce tissu cicatriciel, dont les éléments sont ceux du tissu conjonctif, se constitue de la même façon dans toute l'étendue de la plaie. Partout les éléments conjonctifs qui le forment sont précédés de travées fibrineuses qui, sous l'influence des prolongements protoplasmiques des cellules conjonctives, paraissent se transformer progressivement.

Vers le sixième jour, il n'y a plus de travées fibrineuses, ni de fibres synaptiques. A leur place on observe des cellules et des fibres conjonctives. Ces dernières s'insèrent sur les lames cornéennes sectionnées; mais elles n'affectent pas la même direction. Elles s'entrecroisent dans la cicatrice elle-même et y forment comme une couture dont les fils auraient été passés d'une manière très irrégulière. Les cellules conjonctives de nouvelle formation, qui leur sont interposées, sont munies de prolongements protoplasmiques, au moyen desquels elles sont vraisemblablement anastomosées entre elles. Leur orientation

est irrégulière comme celle des fibres au milieu desquelles elles sont comprises.

On observe les mêmes cellules et les mêmes fibres dans les plaies simples, au-dessous de la cicatrice épithéliale; mais elles n'y sont pas précédées de filaments de fibrine, ni par conséquent de véritables fibres synaptiques. C'est pour cela, sans doute, que la réparation y est si lente, alors que dans les plaies pénétrantes le rapprochement des lèvres de la plaie se produit au moins aussi rapidement que dans les plaies de la même étendue et de la même profondeur d'un point quelconque du tégument externe.

La connaissance des fibres synaptiques permet ainsi de se rendre compte de ce paradoxe que j'exposais au début de ce mémoire : à savoir que les plaies pénétrantes de la cornée guérissent plus vite que les plaies simples de cette membrane.

Explication des planches VII, VII bis et VIII.

Fig. 10. — Incision pénétrante de la cornée du Lapin datant de quinze jours et examinée dans une coupe transversale, faite après l'action de la liqueur de Flemming et colorée par la thionine. L'ancienne membrane de Descemet *a*, *a*, et la nouvelle *b*, *b*, sont colorées en vert. L'endothélium, le nouveau *c*, et l'ancien sont colorés en bleu violacé.

Fig. 11 (Pl. IV). — Cornée du Lapin. Incision superficielle examinée au bout de quarante-huit heures; réunion immédiate vraie. Le trajet de l'incision est marqué par une ligne allant d'une légère encoche, où les cellules épithéliales ont pénétré, à un lobule épithélial *a*. Au voisinage de ce trajet, se trouvent quelques cellules lymphatiques. Les cellules fixes ont envoyé des prolongements qui s'unissent ou s'entrecroisent.

Fig. 12. — Deux incisions, l'une incomplète, l'autre pénétrante, faites au voisinage l'une de l'autre dans la cornée du Lapin et examinées, au bout de quinze jours, sur une coupe faite perpendiculairement à leur direction, après l'action du liquide de Flemming et coloration par le picrocarminate.

Fig. 13. — Incision pénétrante de la cornée du Lapin examinée au bout de quatre jours sur une coupe faite perpendiculairement à la direction de l'incision, après fixation par la liqueur de Flemming et coloration par le picrocarminate.

Fig. 14. — Préparation semblable de la même cornée et examinée à un plus fort grossissement.

Fig. 15. — Incision pénétrante de la cornée du Lapin examinée au bout de quarante-huit heures sur une coupe faite après l'action du liquide de Flemming; coloration à la thionine.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE QUELQUES CHRYSOMÉLIDES

(*Suite et fin* [1].)

Par A. LÉCAILLON

PLANCHE IX.

CHAPITRE V

ÉVOLUTION DE L'ECTODERME.

D'après le plan que je me suis tracé au début de ce travail, je n'examinerai, dans le présent chapitre, que l'*évolution générale* de l'ectoderme, sans entrer dans le détail de la formation de tous les organes d'origine ectodermique. Je décrirai seulement, d'une manière assez complète, la formation du tube digestif, car cette question est liée étroitement à l'évolution générale des feuillets germinatifs et à l'originalité propre que présente cette évolution dans le groupe des Insectes. De plus, je m'occuperai tout d'abord exclusivement du *Clytra læviuscula*, et je me contenterai de signaler brièvement, à la fin du chapitre, les principaux faits offerts par les cinq autres espèces de Chrysomélides que j'ai étudiées.

I. — CLYTRA LÆVIUSCULA

On a vu, dans le chapitre relatif à la segmentation, que les cellules sexuelles se différencient avant que celle-ci soit terminée et peuvent être rattachées à l'ectoderme. A la fin de la

1. Voir les *Archives d'Anatomie microscopique*, t. II. fasc. 1. p. 119.

segmentation, ce dernier feuillet est constitué, mais il ne tarde pas à donner naissance aux membranes embryonnaires et à la couche ectodermique de la plaque germinative. Comme les membranes embryonnaires doivent disparaître avant la fin du développement, il s'ensuit que, à l'exception des cellules sexuelles, cette couche ectodermique fournit tous les organes ectodermiques persistants de l'embryon. Pour la commodité de la description, je la désignerai sous le nom d'*ectoderme définitif*.

Ayant indiqué, dans les chapitres précédents, le mode de formation des cellules sexuelles, des membranes embryonnaires et de l'ectoderme définitif, il me reste seulement à décrire ici la manière dont se comportent ces différents éléments dans la suite du développement.

a. — Évolution des cellules sexuelles.

Depuis la formation de la plaque embryonnaire jusqu'au moment où se différencient les segments mésodermiques de la région postérieure du corps, les cellulles sexuelles restent appliquées contre la face interne de la masse mésodermique terminale, un peu en-deçà de l'extrémité de celle-ci. Elles restent donc à peu près deux jours dans cette situation. Quand les derniers segments mésodermiques sont constitués, les cellules sexuelles y pénètrent, puis, quand leurs cavités cœlomiques se sont fusionnées, les cellules en question se groupent en deux ébauches génitales, de forme cylindrique, et placées symétriquement de chaque côté du corps. Chacune des ébauches est constituée alors par une gaine de cellules mésodermiques contenant les cellules sexuelles.

Les organes génitaux rudimentaires ainsi formés se trouvent alors placés dans la partie moyenne de la région abdominale, non loin de la ligne suivant laquelle la lame somatique du mésoderme se réunit à sa lame splanchnique. Cette disposition est visible dans la fig. 8 de la pl. IX, qui représente une section transversale faite dans la région abdominale d'un embryon âgé de cinq jours et dix-sept heures. On voit, en *gn*, les organes génitaux placés dans les régions les plus dorsales des cavités

cœlomiques qui sont, à ce moment, déjà remplies en grande partie par du tissu mésenchymateux; comme on peut le remarquer, la section transversale de ces organes est circulaire. Les auteurs qui se sont occupés jusqu'ici du développement embryonnaire des Coléoptères ont vu les organes génitaux n'apparaître que très tardivement. **Wheeler** (88), chez le *Doryphora*, les décrit comme rattachés à la splanchnopleure par un cordon cellulaire spécial, et **Heider** (89) décrit une disposition semblable chez l'Hydrophile. D'autre part, **Heymons** (95), dans ses recherches sur les Orthoptères, a indiqué que les cellules sexuelles pénètrent dans un *cordon génital* spécial dépendant aussi du mésoderme splanchnique. Je n'ai pu trouver ce cordon génital chez le *Clytra*, où les ébauches génitales m'ont paru simplement maintenues en place par le tissu mésodermique qui remplit en grande partie les cavités cœlomiques. Cependant, comme j'ai constaté l'existence de ce cordon génital chez les autres Chrysomélides que j'ai étudiées, il est probable qu'il existe aussi chez le *Clytra*, mais qu'il est difficile à mettre en évidence, parce qu'il est très grêle et surtout parce que les organes génitaux sont placés presque tout contre la couche mésodermique splanchnique.

Les ébauches génitales conservent ultérieurement leur aspect, leur structure et leur situation dans la cavité générale; au fur et à mesure que celle-ci grandit vers la ligne dorsale de l'embryon, elles sont repoussées vers la même direction, comme on peut le voir en jetant un coup d'œil sur les coupes transversales représentées dans les fig. 2 et 3 de la pl. IX.

Quand la cavité générale est complète, les ébauches génitales se trouvent très rapprochées de la région médiane dorsale, mais cependant à une petite distance de celle-ci, comme le montre la fig. 4 de la pl. IX, qui représente une coupe faite dans un embryon de dix jours, peu après la formation complète de la cavité générale. Les cellules sexuelles placées dans leur enveloppe mésodermique ne paraissent pas subir de changement jusqu'au moment de l'éclosion; on peut même dire que leurs caractères n'ont pas changé depuis leur apparition vers la vingt-cinquième heure du développement. Au moment de

l'éclosion, les ébauches des organes génitaux se retrouvent dans la région dorsale du corps, au-dessus du tube digestif, à peu près au niveau où l'abdomen de la larve subit sa courbure caractéristique. Je n'ai fait aucune recherche sur la métamérie que peut offrir la disposition des cellules sexuelles lorsque celles-ci pénètrent dans les segments mésodermiques, ni sur les conduits des glandes génitales.

b. — Évolution des membranes embryonnaires.

1° *Séreuse.*

Comme on l'a vu précédemment, la séreuse a la forme d'un sac clos renfermant tout le corps de l'embryon et le vitellus; elle se trouve placée immédiatement sous la membrane vitelline. Les cellules qui la forment conservent leur aspect primitif, ainsi qu'on peut le voir en jetant un coup d'œil sur les diverses fig. de la pl. IX, où la séreuse se trouve représentée.

La séreuse est encore visible à un stade très rapproché du moment de l'éclosion.

2° *Amnios.*

L'amnios conserve les caractères qu'il avait au moment où la plaque germinative était entièrement constituée, jusqu'à la fin du quatrième jour du développement environ. A ce moment, il se produit une rupture de la membrane sur la face ventrale et l'amnios, ainsi divisé en deux, replie chacune de ses parties vers la face dorsale, enveloppant le vitellus. L'amnios, ainsi replié, continue l'ectoderme de la plaque germinative et constitue un dos provisoire à l'embryon (pl. IX, fig. 2, 3, 8, *am*). Ensuite, à mesure que la couche ectodermique de la plaque germinative s'étend vers la région dorsale, l'amnios se trouve remplacé peu à peu par l'ectoderme, et ses cellules disparaissent. On sait que **Graber** (88) attribua un grand rôle, dans la formation du dos de l'embryon, aux membranes embryonnaires; mais la plupart des auteurs, par exemple **Wheeler** (88), chez le *Doryphora*, et **Heymons** (95), chez les Orthoptères, n'admettent pas ce rôle. Il est certain, en effet, que l'ectoderme qui constitue

la paroi du corps se forme indépendamment de la séreuse et de l'amnios, et que cette dernière membrane disparaît complètement avant la fin du développement. Souvent, les débris de la séreuse et de l'amnios forment des amas de cellules dégénérescentes auxquels on donne les noms d'*organes dorsaux*. **Wheeler** (88) a décrit un organe dorsal amniotique chez le *Doryphora*, et **Heymons** un organe dorsal sérosique chez la Forficule. Chez le *Clytra*, la séreuse persiste jusqu'au moment de l'éclosion, et l'amnios paraît se désagréger peu à peu, sans former d'organe dorsal. Ces organes dorsaux des Insectes n'ont aucune signification phylogénique spéciale et sont simplement les restes dégénérescents des membranes embryonnaires.

c. — Évolution de l'ectoderme définitif.

L'ectoderme définitif, que je désigne ainsi pour la commodité de la description, mais qui n'est pas autre chose qu'une partie du *feuillet ectodermique*, absolument au même titre que la séreuse et l'amnios, donne naissance aux organes ectodermiques persistants de l'embryon. De très bonne heure, comme on l'a vu précédemment, il se *segmente* d'avant en arrière pour donner le rudiment des anneaux du corps ; pendant le cours du développement, le nombre de ces anneaux peut diminuer, par suite de la fusion en un seul de deux ou de plusieurs d'entre eux. Ce phénomène, comme on le sait, est surtout marqué dans la région de la tête. La couche ectodermique primitive, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en jetant un coup d'œil sur les coupes transversales représentées dans les fig. 8, 2, 3 et 4 de la pl. IX, s'élargit graduellement de chaque côté, depuis la région ventrale jusqu'à la ligne dorsale. La paroi du corps est alors complète, ce qui arrive vers la fin du dixième jour du développement. La couche ectodermique ainsi développée à la périphérie de l'embryon, et située immédiatement sous la séreuse, constitue l'hypoderme. Pendant très longtemps, comme cela est visible sur les fig. 2, 3, 4 et 8 de la pl. IX, cet hypoderme reste un peu plus mince au niveau de la double chaîne ganglionnaire ventrale ; au niveau de chaque ganglion, en effet,

les cellules qui le forment sont très allongées dans le sens tangentiel.

L'hypoderme forme de bonne heure, à sa surface externe, une cuticule chitineuse assez épaisse. Dès le onzième jour du développement, peu après la fermeture complète de la paroi dorsale du corps, cette couche chitineuse est déjà très nette. A ce moment, l'hypoderme est constitué par la juxtaposition de cellules un peu aplaties, de sorte que les noyaux font légèrement saillie sur la face externe de la couche cellulaire. A l'époque de l'éclosion, la cuticule est très épaisse sur la tête et sur la région dorsale du premier anneau thoracique. Dans ces régions, elle n'est plus transparente comme sur le reste de la surface du corps et à l'intérieur de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur, mais, au contraire, de couleur jaune. Cette couche chitineuse tombe, au moment de l'éclosion, par suite d'un phénomène de mue; elle paraît se détacher, en dernier lieu, de la région dorso-thoracique du corps.

Pendant que l'hypoderme prend ses caractères définitifs, les divers organes dérivés de l'ectoderme définitif commencent à se former. En premier lieu apparaissent les *neuroblastes* qui donneront le système nerveux central, puis, presque en même temps, les appendices du corps. Bientôt après, le tube digestif, puis les trachées et les tubes de Malpighi commencent à se former à leur tour. Le développement des divers organes ectodermiques a été très étudié chez de nombreux Insectes; je me contenterai, par suite, de donner ici quelques indications relatives aux neuroblastes, qui n'ont pas été nettement reconnus jusqu'ici chez les Coléoptères, et de décrire la formation du tube digestif qui, jusqu'aux récents travaux de **Heymons**, a été envisagée d'une façon erronée.

Neuroblastes.

On sait, depuis que **Kowalevsky** (71) employa la méthode des coupes pour étudier le développement des Insectes, que le système nerveux de ces animaux dérive de l'ectoderme. Mais le processus intime de cette formation n'est connu que depuis quelques années, particulièrement chez les Orthoptères.

Korotneff (85) vit le premier, en 1885, chez le *Gryllotalpa*, les cellules formatrices du système nerveux qui sont maintenant désignées sous le nom de neuroblastes. **Wheeler** (88) les signala ensuite chez le *Doryphora*, en 1888; il les appela *ganglioblastes* et reconnut qu'elles prennent part à la formation du système nerveux[1]; **Viallanes** (90), en 1890, les décrivit chez la Mante et les appela *cellules gangliogènes*. **Wheeler**, en 1891 et en 1893, revint sur le rôle des neuroblastes et montra, particulièrement chez le *Xiphidium ensiferum*, que tout le système nerveux dérive de ces éléments qui sont eux-mêmes d'origine ectodermique. Enfin, **Heymons** (95, 96, 97) a vérifié le rôle et l'origine des neuroblastes chez les différents Orthoptères qu'il a étudiés.

D'après ces divers auteurs, les neuroblastes sont caractérisés par leur grande dimension et la faible colorabilité de leur noyau, tandis que les cellules auxquelles ils donnent naissance et qui entrent directement dans la composition du système nerveux ont les caractères inverses, c'est-à-dire ont une taille très petite et un noyau très colorable.

Chez le *Clytra*, tout le système nerveux dérive des neuroblastes; on doit donc admettre que chez les Coléoptères, comme chez tous les autres Insectes, le système nerveux se forme exactement de la même manière. Les neuroblastes apparaissent de très bonne heure, aussitôt après la formation de la plaque germinative. Ils se montrent d'abord à la partie antérieure de celle-ci, dans la région qui correspond aux ganglions cérébraux; ils apparaissent ensuite peu à peu d'avant en arrière. Ils sont placés symétriquement, de chaque côté de la ligne médiane ventrale, sur laquelle ne tarde pas à apparaître une invagination ectodermique assez marquée[2], qui est la *gouttière nerveuse*. Cette gouttière nerveuse sépare donc les deux rangées de neuroblastes et correspond à l'axe de la future chaîne nerveuse ventrale.

Les neuroblastes, qui sont disposés en trois ou quatre files longitudinales contiguës, de chaque côté, ont une taille énorme

1. Pour **Wheeler**, les ganglioblastes donnaient naissance à des cellules qui servaient d'appoint aux éléments constitutifs du système nerveux.

2. Le début de cette gouttière nerveuse est visible, en *go*, dans la fig. 6 de la pl. VI.

par rapport à celle des cellules voisines. Leurs noyaux sont peu colorables et volumineux. Ces caractères sont ceux qui ont été décrits par **Viallanes, Wheeler** et **Heymons**. De même, la manière dont les neuroblastes se comportent pour donner naissance aux cellules nerveuses est identique à celle qu'ont décrite ces derniers auteurs; je n'y insisterai donc pas, et me bornerai à dire que chaque neuroblaste donne naissance à de nombreuses petites cellules-filles, qui se placent par files radiales du côté interne de chaque cellule-mère. Ces petites cellules forment directement les cellules nerveuses et, par suite aussi, les fibres nerveuses. Les neuroblastes disparaissent ensuite lorsqu'ils ont donné un nombre suffisant de cellules nerveuses. Vers le cinquième jour du développement, on les observe encore dans la région abdominale, mais bientôt ils disparaissent partout.

Les neuroblastes peuvent s'observer, en *nr*, dans les fig. 5, 6 et 7 de la pl. VI, et 5 et 10 de la pl. IX. Au stade représenté dans la fig. 8 de la pl. IX, ils sont déjà disparus, et la masse de cellules auxquelles ils ont donné naissance et qui constitueront le système nerveux s'est déjà très nettement éloignée de l'ectoderme.

Le système nerveux général comprend treize paires de ganglions nerveux en comptant les ganglions cérébroïdes : ces ganglions sont visibles dans la coupe longitudinale représentée dans la fig. 1. de la pl. IX.

Formation du tube digestif.

Pendant la période embryonnaire, comme à l'état adulte, le tube digestif présente trois parties bien distinctes : l'intestin antérieur ou stomodæum, l'intestin moyen ou mésentéron, et l'intestin postérieur ou proctodæum. Au point de vue du développement, il importe de réunir ces trois parties dans un même chapitre, car la formation du mésentéron est intimement liée à celle du stomodæum et du proctodæum. Commençant à apparaître vers la fin du quatrième jour du développement, le tube digestif n'est complètement formé qu'au moment de l'éclosion de la larve, mais les segments qu'il comporte sont bien indivi-

dualisés vers la fin du dixième jour, au moment de la formation complète de la cavité générale. Je diviserai l'étude du développement du tube digestif du *Clytra læviuscula* en cinq parties dans lesquelles j'étudierai successivement : les formations du proctodæum, du stomodæum, de l'ébauche postérieure du mésentéron, de l'ébauche antérieure du mésentéron, et enfin l'achèvement définitif du tube digestif.

1° *Formation du proctodæum.*

Le proctodæum prend naissance un peu plus tôt que le stomodæum. Il apparaît tout à fait à l'extrémité postérieure de la plaque germinative. La couche ectodermique s'enfonce vers l'intérieur de l'œuf, dans une direction à peu près perpendiculaire au grand axe de ce dernier. La poche proctodæale constituée a d'abord une forme aplatie, de sorte que sa paroi postérieure touche presque sa paroi antérieure. Cette dernière est aussi épaisse que la couche ectodermique avec laquelle elle se continue, tandis que la paroi postérieure est d'abord beaucoup plus mince, et se rattache insensiblement à l'amnios par lequel elle se prolonge. En s'enfonçant vers l'intérieur, la poche proctodæale repousse devant elle la couche mésodermique sous-jacente. Mais bientôt, cette dernière, pressée entre l'ectoderme et le vitellus, cède la place, et le fond de la poche proctodæale vient toucher directement le vitellus nutritif. Le mésoderme est alors refoulé presque entièrement contre la paroi antérieure de la poche proctodæale; cependant, une petite quantité de ce tissu se trouve placée en arrière, contre la paroi postérieure de la poche.

Pendant la formation de la poche proctodæale, on peut observer que les cellules qui en forment les parois se multiplient par division indirecte. On trouve souvent un certain nombre de ces cellules se divisant simultanément. Au niveau de la poche proctodæale, on ne remarque pas, dans le vitellus, d'amas spécial de cellules vitellines. Quand quelques-unes de ces dernières se trouvent en cet endroit, elles sont souvent en train de dégénérer.

Bientôt, la poche proctodæale commence à subir des modifications particulières ; elle tend à s'élargir dans sa région profonde, en même temps que la couche cellulaire qui en forme le fond tend à s'amincir, tandis que la paroi latérale s'épaissit le long du bord qui l'unit au fond de la poche. Comme ces phénomènes sont liés à la formation de l'ébauche postérieure du mésentéron, je les décrirai un peu plus loin.

2° *Formation du stomodæum.*

Le stomodæum se forme un peu plus tard que le proctodæum. Il apparaît, non pas exactement à l'extrémité de la plaque embryonnaire, mais à une petite distance de celle-ci. Il y a donc une différence à ce point de vue entre le proctodæum et le stomodæum. Celui-ci se trouve placé à peu près au pôle antérieur de l'œuf, tandis que le premier est situé à peu près au milieu de la face dorsale de l'œuf. La direction de l'invagination stomodæale étant presque parallèle au grand axe de l'œuf, il s'ensuit que le stomodæum est dirigé d'abord perpendiculairement sur le proctodæum. L'épaisseur des parois de la poche stomodæale est alors à peu près uniforme et égale à celle de la couche ectodermique qui lui a donné naissance.

Comme cela avait lieu lors de la formation du proctodæum, le mésoderme s'écarte pour laisser le chemin libre à la poche stomodæale, et bientôt le fond de celle-ci arrive au contact des fragments vitellins.

Pendant la formation du stomodæum, on observe facilement aussi la division indirecte des cellules qui forment les parois de la poche. On ne remarque non plus aucune accumulation spéciale de cellules vitellines au niveau de l'invagination.

Bientôt, la poche stomodæale subit aussi quelques changements; sa direction cesse d'être parallèle au grand axe de l'œuf, sa partie profonde s'élargit tandis que sa partie proximale se rétrécit, et la paroi de son extrémité aveugle tend à s'épaissir. Ces modifications sont liées à la formation de l'ébauche antérieure de l'intestin moyen et seront décrites à propos de cette ébauche.

La fig. 5 de la pl. IX, représente une coupe faite au travers de l'invagination stomodæale, suivant le plan de symétrie d'un embryon âgé de quatre jours. A ce stade, les parois du stomodæum sont épaisses et le mésoderme s'écarte pour laisser le passage à son extrémité aveugle. Ainsi que le montre cette figure, la poche stomodæale a une forme à peu près cylindrique et n'est pas aplatie comme la poche proctodæale.

3° *Formation de l'ébauche postérieure du mésentéron.*

Bientôt, au lieu de conserver sa forme très aplatie, l'invagination proctodæale éloigne l'une de l'autre sa paroi antérieure et sa paroi postérieure. Ensuite, sa partie en cul-de-sac s'élargit beaucoup, tandis que sa partie voisine de l'ouverture anale reste plus rétrécie. En même temps, le fond de la poche est le siège de la formation des tubes de Malpighi d'une part, et de lames cellulaires qui sont la première ébauche de la partie postérieure du mésentéron, d'autre part.

Les tubes de Malpighi naissent à droite et à gauche du plan de symétrie, très près du fond de la poche proctodæale ; ils sont au nombre de trois de chaque côté et apparaissent successivement par paires. L'intervalle de temps qui sépare la naissance de deux paires successives est d'ailleurs très court.

Chaque tube est constitué par une évagination de la paroi latérale du proctodæum et se dirige d'abord vers la surface dorsale de l'embryon, c'est-à-dire de dedans en dehors par rapport à l'œuf (on se rappelle qu'à ce stade l'extrémité caudale de l'embryon est encore à peu près au milieu de la face dorsale de l'œuf). Les extrémités aveugles des tubes sont enveloppées, dès le début, par le tissu mésodermique qui entoure les parois latérales du proctodæum.

Il importe à ce moment de distinguer dans la poche proctodæale : le *fond de la poche*, qui est placé contre les fragments vitellins, et les *parois de la poche*, qui sont entourées par le tissu mésodermique. Le fond de la poche s'amincit rapidement, tandis que les parois, surtout suivant la ligne où elles se rattachent au fond de la poche, s'épaississent notablement. Cet

épaississement est particulièrement sensible sur la paroi antérieure du proctodæum. Sur les coupes longitudinales passant suivant le plan de symétrie du proctodæum, c'est-à-dire entre les deux groupes latéraux de tubes de Malpighi, on voit alors le bord de cette paroi s'avancer entre le vitellus et le mésoderme. Il en résulte une lame cellulaire qui entre dans la constitution de l'ébauche postérieure de l'épithélium de l'intestin moyen. Cette lame, qui se dirige vers l'avant de l'embryon, est vue en *ep*, dans la fig. 10 de la pl. IX. Elle n'est pas produite seulement sur la ligne médiane et en avant, car en réalité elle existe tout autour du bord suivant lequel le fond du proctodæum est rattaché aux parois de celui-ci. Mais elle est surtout développée en avant et latéralement, tandis qu'elle est seulement rudimentaire en arrière.

A ce moment, le fond du proctodæum et la lame ectodermique qui s'insère extérieurement sur son pourtour constituent une sorte de calotte qui est l'ébauche postérieure du mésentéron. Cette calotte est placée entre le vitellus, d'une part, et entre le mésoderme et les parois du proctodæum, d'autre part. Elle n'est pas d'origine endodermique, car les cellules vitellines restent certainement étrangères à sa formation. Elle n'est pas non plus d'origine mésodermique, car elle est bien distincte du tissu mésodermique voisin et ne se rattache jamais à ce tissu. Les cellules qui la forment dérivent bien les unes des autres et des cellules qui constituent les parois du proctodæum, car on trouve facilement parmi elles des cellules en voie de division indirecte.

Il convient de remarquer que, dans cette calotte ectodermique qui est l'ébauche postérieure de l'épithélium du mésentéron, une partie est commune au proctodæum et au mésentéron ; c'est précisément la couche amincie qui forme le fond du proctodæum. Cette couche cellulaire commune est destinée à s'amincir graduellement pendant la durée du développement embryonnaire, mais elle persiste jusqu'au moment de l'éclosion. Elle demeure toujours tendue entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, et s'oppose à toute communication entre ces deux segments du tube digestif. On peut la désigner sous le nom de *diaphragme*

postérieur. Heymons (95), qui, chez les Orthoptères, a trouvé un mode de formation du tube digestif tout à fait semblable à celui que j'ai observé chez les Chrysomélides, désigne le fond du proctodæum sous le nom de *Grenzlamelle* postérieure.

Quant à l'ébauche postérieure du mésentéron, elle correspond, si on en enlève le diaphragme postérieur, à l'ébauche endodermique postérieure des auteurs. Mais, d'après Heider (89), Wheeler (88), et beaucoup d'autres auteurs, cette prétendue ébauche endodermique dériverait du mésendoderme dont les mêmes auteurs admettaient l'existence. Comme l'a montré Heymons chez les Orthoptères et comme on vient de le voir chez le *Clytra*, cette ébauche de l'intestin moyen est exclusivement ectodermique, et rien n'autorise à lui donner le nom d'endoderme. Je reviendrai d'ailleurs sur ce point dans le chapitre VII.

4° *Formation de l'ébauche antérieure du mésentéron.*

La formation de l'ébauche antérieure du mésentéron est un peu en retard par rapport à celle de l'ébauche postérieure. Au stade représenté dans la fig. 5 de la pl. IX, le stomodæum n'envoie pas encore de prolongements pour former l'ébauche antérieure de l'épithélium du mésentéron, tandis que, à ce stade embryonnaire, le proctodæum a déjà donné naissance aux tubes de Malpighi et à l'ébauche postérieure de l'épithélium de l'intestin moyen.

Quoi qu'il en soit, le stomodæum ne tarde pas non plus à donner naissance à l'ébauche antérieure de l'épithélium du mésentéron. Le processus de cette formation est très semblable à celui que je viens de décrire pour l'ébauche postérieure. Il est même ici plus facile à suivre, car il n'y a pas de tubes de Malpighi pour gêner l'observation. Le fond du stomodæum s'épaissit d'abord, par suite de la multiplication par voie indirecte des cellules qui le forment, et bientôt il y a une calotte ectodermique antérieure formée par le même procédé que la calotte ectodermique postérieure. Cette calotte ectodermique antérieure est l'ébauche antérieure de l'épithélium du mésentéron. Elle diffère un peu de la calotte postérieure en ce qu'elle s'étend tout

autour du fond du stomodæum, même en avant, car ici le stomodæum ne se trouve pas à l'extrémité même de la plaque germinative, ce qui a lieu, au contraire, pour le proctodæum.

La calotte ectodermique antérieure est placée entre le vitellus nutritif d'une part, et le mésoderne et le stomodæum, d'autre part. Elle contient ici une partie commune au mésentéron et au segment antérieur de l'intestin; c'est le *diaphragme antérieur*. Ce diaphragme se comporte, dans la suite du développement, comme le diaphragme postérieur; il s'amincit cependant moins rapidement. Il correspond à la *Grenzlamelle* antérieure d'Heymons (95).

La calotte ectodermique antérieure, moins le diaphragme antérieur, correspond à l'ébauche endodermique antérieure des auteurs. Ici encore, elle n'a rien de commun avec l'endoderme et est rigoureusement ectodermique. Les cellules qui la forment dérivent les unes des autres, et des parois du stomodæum, par suite d'une multiplication cellulaire se faisant par voie indirecte.

5° *Achèvement définitif du tube digestif.*

J'examinerai séparément les modifications que subissent l'intestin moyen, l'intestin antérieur et l'intestin postérieur, modifications qui amènent l'achèvement complet du tube digestif.

Intestin moyen.

D'une manière générale, les deux ébauches précédemment décrites se développent de plus en plus et finissent par se réunir en englobant tout le vitellus nutritif. En même temps, les cellules qui les constituent se différencient progressivement pour constituer définitivement l'épithélium du mésentéron. A mesure que les ébauches s'étendent autour du vitellus, le mésoderme forme autour d'elles une tunique musculaire, suivant un processus que je décrirai dans le chapitre suivant.

La croissance de l'ébauche antérieure vers l'arrière et la croissance de l'ébauche postérieure vers l'avant ne se font pas uniformément et avec la même vitesse sur le bord entier de ces

ébauches, mais se localisent de très bonne heure, suivant deux lignes longitudinales placées latéralement à une petite distance de la ligne médiane ventrale. De l'ébauche antérieure partent deux bandes cellulaires très étroites, situées l'une à gauche, l'autre à droite du plan de symétrie de l'embryon, et à une petite distance de la ligne médiane ventrale du corps. Ces bandes cellulaires cheminent d'avant en arrière, suivant le plan de symétrie de l'embryon, et restent toujours situées entre le vitellus et le mésoderme. Au début, ces bandes cellulaires sont assez épaisses (pl. IX, fig. 9, *ep*) et ont souvent deux assises de cellules; mais elles ont une tendance à s'amincir et à être réduites à une seule assise de cellules. Au moment où ces bandes ectodermiques prennent naissance, le mésoderne produit (ce processus sera décrit dans le chapitre suivant) deux bandes cellulaires épaisses qui sont le point de départ de la formation de la tunique musculaire de l'intestin moyen. Les deux bandes ectodermiques s'adossent aux deux bandes mésodermiques qu'elles séparent du vitellus. Elles croissent ensuite avec la même vitesse qu'elles, de sorte que la tunique épithéliale et la tunique musculaire du mésentéron se développent ainsi simultanément et seront définitivement constituées au même moment.

De l'ébauche postérieure de l'épithélium du mésentéron partent aussi deux bandes cellulaires placées exactement de la même façon que celles qui émanent de l'ébauche antérieure. De plus, les bandes ectodermiques postérieures qui croissent d'arrière en avant sont exactement sur les mêmes lignes que les bandes ectodermiques antérieures qui croissent d'avant en arrière. Il arrive donc un moment où il y a rencontré dans la région équatoriale de l'œuf, et alors, il y a, de chaque côté de la ligne ventrale de l'embryon et à une certaine distance de celle-ci, deux bandes ectodermiques longitudinales étroites et constituées ordinairement par une seule assise de cellules. Ces deux bandes cellulaires réunissent l'ébauche antérieure du mésentéron à son ébauche postérieure. Ce stade est représenté dans la fig. 8 de la pl. IX, qui a été dessinée d'après une coupe faite dans la région abdominale d'un embryon âgé d'environ cinq jours et demi. On voit, en *ep*, la coupe des deux bandes

ectodermiques longitudinales, et en *bi*, en dessous de ces bandes, la coupe des bandes musculaires de l'intestin moyen. La fig. 9 de la pl. IX, qui représente une coupe frontale d'un embryon au même stade que celui de la fig. 8, montre la calotte ectodermique, *ep*, reliée aux parois du stomodæum *sto*.

Si on examine, sur des coupes transversales successives, la structure des bandes ectodermiques longitudinales dans un embryon au stade de celui dont une section est représentée dans la fig. 8 de la planche IX, on trouve les caractères suivants :

Dans leur partie antérieure, qui est reliée à l'ébauche antérieure, ces bandes ectodermiques sont assez épaisses et ont, en moyenne, deux assises cellulaires superposées; en largeur, on trouve sur les coupes en moyenne une dizaine de cellules. Un peu plus loin vers l'arrière, ces bandes ont une tendance à diminuer d'épaisseur et à être formées seulement d'une simple assise cellulaire; en même temps, leur largeur diminue et on ne compte plus que cinq ou six cellules en moyenne dans le sens de la largeur. Ça et là, certaines de ces cellules sont en voie de division *indirecte*; parmi ces cellules en voie de division, certaines sont placées le long du bord ventral de la bande épithéliale, d'autres sur le bord dorsal, d'autres dans l'intérieur des bandes.

Les plaques équatoriales des cellules en voie de division sont quelquefois situées dans le sens ventro-dorsal; d'autres fois, elles ont une orientation quelconque. *L'accroissement des bandes épithéliales destinées à former l'épithélium du mésentéron se fait donc par division indirecte des cellules, et toutes les cellules prennent part à cet accroissement.*

Dans la région équatoriale de l'œuf, les bandes cellulaires ont leur largeur minima et ne présentent, au stade dont il s'agit ici, que trois ou quatre cellules juxtaposées dans le sens ventro-dorsal. Il y a toujours à ce niveau une simple assise cellulaire.

En arrivant vers l'arrière, les bandes épithéliales reprennent les caractères qu'elles avaient en avant, c'est-à-dire qu'elles s'élargissent et s'épaississent à mesure qu'elles sont plus rapprochées de l'ébauche postérieure.

A ce stade, les cellules elles-mêmes qui constituent les bandes ectodermiques sont un peu aplaties entre le vitellus et le mésoderme; leurs noyaux sont ou arrondis ou légèrement aplatis dans le même sens que les corps cellulaires.

Après leur formation, les deux bandes longitudinales ectodermiques s'étendent dans le sens dorso-ventral, c'est-à-dire dans le sens de leur largeur. Leur bord dorsal se rapproche progressivement de la ligne dorsale de l'embryon et leur bord ventral de la ligne ventrale de l'embryon. Les bandes musculaires accompagnent les bandes épithéliales dans leur double mouvement de croissance vers le dos et vers la ligne ventrale. La cavité générale et l'ectoderme définitif croissent aussi vers la ligne dorsale avec la même vitesse que les bandes ectodermiques et les bandes musculaires intestinales.

Les deux bandes longitudinales ectodermiques, étant situées plus près de la ligne ventrale que de la ligne dorsale, doivent se réunir d'abord ventralement, alors qu'elles sont encore loin d'atteindre la région dorsale de l'embryon.

La fig. 2 de la pl. IX, se rapportant à la région abdominale d'un embryon âgé de près de neuf jours [1], montre les deux bandes ectodermiques prêtes à se réunir sur la ligne médiane ventrale, tandis que, dorsalement, elles sont encore très éloignées l'une de l'autre. Sous ces bandes ectodermiques sont les bandes musculaires intestinales, *tmi*, qui se sont aussi aplaties et très étendues ventralement. A ce stade, les bandes ectodermiques occupent déjà une grande partie des bords latéraux de la masse vitelline; elles ne sont formées que d'une seule assise de cellules ayant une forme notablement plus aplatie que dans le stade précédent.

Bientôt, les deux lames cellulaires se réunissent sur la ligne médiane ventrale et continuent alors à croître seulement sur leur bord dorsal. La coupe représentée dans la fig. 3 de la pl. IX montre la disposition des bandes ectodermiques et des bandes

1. Je rappellerai ici que l'âge d'un embryon n'indique pas d'une façon précise le stade du développement où il se trouve. L'embryon qui se rapporte à la fig. 2 de la pl. IX était relativement en retard dans son développement, par suite de la température peu élevée à laquelle il s'était formé.

mésodermiques qui les accompagnent, chez un embryon de neuf jours et vingt et une heures. Comme on le voit, l'hypoderme, la cavité générale et les parois du mésentéron (tunique musculaire et tunique épithéliale) vont bientôt être définitivement achevés du côté dorsal. Les cellules épithéliales du futur mésentéron ont conservé leur forme aplatie. Si l'on examine à ce stade les diverses coupes transversales successives d'un embryon, on constate que, dans la région postérieure de l'embryon, l'ectoderme définitif, la cavité générale et les parois du mésentéron se trouvent complètement formés, tandis que plus on s'avance vers la partie antérieure, moins ces diverses formations sont complètes. Il y a, à ce point de vue, un retard très marqué pour la partie antérieure de l'embryon. *Les parois du mésentéron se ferment donc dorsalement d'arrière en avant.*

Dans la coupe représentée dans la fig. 4 de la pl. IX, qui se rapporte à un embryon ayant un peu plus de dix jours, le mésentéron est définitivement constitué et a la forme d'un sac clos renfermant les fragments vitellins, dont l'aspect n'a pas changé. Les cellules épithéliales conservent une forme légèrement aplatie.

Il faut remarquer que, pendant que l'intestin moyen se complète de la manière que je viens de décrire, le diaphragme antérieur et le diaphragme postérieur ne cessent pas d'exister et isolent toujours complètement le mésentéron de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur. Mais ils s'amincissent de plus en plus, sans toutefois disparaître, car ils persistent jusqu'au moment de l'éclosion. La coupe représentée dans la fig. 1 de la pl. IX, par exemple, qui se rapporte à un embryon de douze jours, montre encore les diaphragmes en *da* et *dp*. Chez la jeune larve, au contraire, ils sont disparus, et les résidus vitellins peuvent alors passer du mésentéron dans l'intestin antérieur et dans l'intestin postérieur. C'est ce que montre la fig. 6 de la pl. IX, qui se rapporte à la région formant le passage entre l'intestin moyen et l'intestin antérieur d'une larve venant d'éclore.

On sait que chez certains Insectes il peut n'y avoir pas communication entre l'intestin moyen et l'intestin antérieur, ou entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur; ce phénomène se

produit sans doute par suite de la persistance du diaphragme antérieur ou du diaphragme postérieur.

Le volume de l'intestin moyen est énorme, soit chez l'embryon, soit même chez la larve; les fig. 1, 3 et 4 de la pl. IX donnent une idée de son grand développement chez l'embryon.

Intestin antérieur.

Dans la fig. 5 de la pl. IX, qui se rapporte à un embryon du commencement du cinquième jour, le stomodæum est encore peu développé. Il s'allonge ensuite notablement, tout en donnant naissance à l'ébauche antérieure de l'épithélium du mésentéron, suivant le processus que j'ai décrit précédemment. Il reste rectiligne et repousse devant lui le vitellus, qui est alors obligé de remonter autour de lui, en pressant contre le mésoderme les lames ectodermiques qui formeront l'épithélium de l'intestin moyen. Bientôt, le stomodæum a la forme d'une poche rétrécie près de l'ouverture buccale et très dilatée au fond de l'invagination. Le fond de la poche s'amincit lui-même beaucoup et constitue le diaphragme antérieur. Dans un embryon âgé de cinq jours et demi (au stade de la fig. 8 de la pl. IX, par exemple), le stomodæum offre déjà la structure que je viens d'indiquer. Dans un embryon de sept jours, l'allongement a augmenté, et aussi la dilatation de la partie profonde de la poche stomodæale. On peut déjà, à ce stade, distinguer, si l'on veut, un œsophage et un gésier. Le diaphragme antérieur est alors très mince, concave vers l'intérieur du stomodæum, convexe contre le vitellus. Le stomodæum est formé d'une tunique musculaire externe et d'une tunique épithéliale interne; celle-ci est encore très épaisse. Le vitellus et la paroi en formation de l'intestin moyen remontent encore notablement le long des parois du stomodæum; ce dernier fait ainsi encore saillie dans le vitellus.

Dans un embryon âgé de douze jours (pl. IX, fig. 1), la division du stomodæum en un œsophage étroit et un gésier très évasé est très nette. En outre, l'extrémité du gésier qui avoisine le diaphragme antérieur va bientôt présenter un épaississement de l'épithélium, qui sera le rudiment de la valvule car-

diaque. Le stomodæum présente à ce moment une assez grande longueur et a repoussé assez loin en arrière l'intestin moyen. Ensuite, jusqu'au moment de l'éclosion, la différenciation du stomodæum en *œsophage*, *gésier* et *valvule cardiaque*, ne fait que s'accentuer. J'examinerai ici très brièvement chacune de ces trois régions considérées à la fin du développement embryonnaire.

L'œsophage forme un tube étroit dans lequel on distingue une tunique musculaire externe et une tunique épithéliale interne. La tunique épithéliale est très épaisse et contient au moins deux assises de cellules. Elle sécrète une cuticule chitineuse assez épaisse qui, au moment de l'éclosion, est en train de se détacher.

Le gésier, cavité large et allongée, est garni, dans sa région inférieure, de nombreuses dents produites par les cellules épithéliales sous-jacentes. Ces dents sont visibles dans la fig. 6 de la pl. IX, qui représente une coupe longitudinale faite dans la région intermédiaire entre le gésier et l'intestin moyen d'une larve venant d'éclore. On voit que ces dents occupent toute la région inférieure du gésier et ne s'arrêtent qu'à la valvule cardiaque. Les cellules épithéliales forment une assise très aplatie, qui sécrète une cuticule chitineuse; ce sont les cellules de la région inférieure qui donnent naissance aux dents chitineuses. Ces dernières tombent avec la cuticule générale, mais sont remplacées par une nouvelle sécrétion de l'épithélium.

La valvule cardiaque est formée (fig. 6, pl. IX) par la tunique épithéliale de l'intestin. Cette tunique est plissée longitudinalement et très épaissie. La valvule peut faire saillie à la fois dans le gésier et dans l'intestin moyen; elle appartient tout entière à l'intestin antérieur, et sa limite inférieure se trouve exactement à l'endroit où s'insérait le diaphragme antérieur pendant la période embryonnaire. Au moment de l'éclosion, la jeune larve subit une mue, et la cuticule chitineuse se détache en même temps sur tout le tégument externe et sur le pourtour de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur. Cette cuticule est alors visible dans tout l'intestin antérieur, jusqu'au point où finit la valvule cardiaque. La coupe représentée dans la fig. 6

de la pl. IX, ayant été faite sur une larve en train de muer, on voit, en *cut*, la cuticule chitineuse se détacher sur toute la surface de l'intestin antérieur, y compris les dents du gésier et la surface de la valvule cardiaque. L'extrémité de cette cuticule en train de tomber est encore fixée à l'extrémité inférieure de la valvule cardiaque, suivant le cercle où s'attachait le diaphragme antérieur.

Proctodæum.

Au stade représenté dans la fig. 10 de la pl. IX, se rapportant à un embryon du commencement du cinquième jour, le proctodæum et l'orifice anal sont encore situés au milieu de la face dorsale de l'embryon. Un peu plus tard, par suite du raccourcissement de la plaque germinative, l'extrémité caudale de cette dernière se trouve ramenée à peu près au pôle postérieur de l'œuf. Le proctodæum est alors assez allongé et sa tunique épithéliale est formée de plusieurs assises de cellules. Le diaphragme postérieur est déjà très aminci.

Dans un embryon de sept jours, le proctodæum s'est très allongé et est obligé de faire une anse dans l'intérieur de la cavité générale. C'est sa partie moyenne qui se replie, car il ne perd pas ses relations avec l'intestin moyen, dont le diaphragme postérieur le sépare toujours.

Ultérieurement, le calibre de l'intestin postérieur s'accroît notablement et l'épithélium qui le tapisse acquiert les six plis longitudinaux caractéristiques de l'intestin terminal des Insectes. Le proctodæum, au moment de l'éclosion, est très allongé et replié dans la cavité générale. Il est revêtu d'une cuticule chitineuse très développée, comme l'intestin antérieur lui-même. Cette cuticule, au moment de l'éclosion, est aussi en train de tomber comme pour l'intestin antérieur et pour la surface externe du corps.

Il résulte des faits que je viens d'exposer que, chez le *Clytra læviuscula*, l'épithélium de l'intestin tout entier est de nature ectodermique. Quant aux cellules endodermiques, elles restent, jusqu'après la formation du tube digestif, renfermées dans le mésentéron, avec les fragments vitellins qui les contiennent.

Août 1898.

II. — Gastrophysa raphani, Chrysomela menthastri, Lina populi, Lina tremulæ et Agelastica alni.

1° *Séreuse et amnios.*

Ces deux enveloppes se comportent chez les espèces dont il s'agit ici comme chez le *Clytra læviuscula*; il n'y a à leur sujet aucune particularité importante à signaler.

2° *Cellules sexuelles.*

Je n'ai pas suivi l'évolution des cellules sexuelles chez l'*Agelastica alni*. Chez le *Gastrophysa raphani*, le *Lina populi*, le *Lina tremulæ* et le *Chrysomela menthastri*, ces cellules évoluent comme chez le *Clytra læviuscula*. Comme elles sont plus grosses que chez cette dernière espèce, on peut les suivre plus facilement dans les différentes phases qu'elles traversent. On les trouve, avant leur pénétration dans les cavités cœlomiques, dans la région postérieure de la bande germinative, plus ou moins mélangées aux cellules mésodermiques, placées entre la couche mésodermique et le vitellus, quelquefois même situées entre les segments vitellins avoisinant la région postérieure de la bande germinative.

Après leur entrée dans les segments mésodermiques, les cellules sexuelles constituent deux ébauches génitales semblables à celles du *Clytra læviuscula*. Mais, dans les quatre espèces dont il s'agit ici, l'enveloppe mésodermique qui contient les cellules sexuelles se montre nettement rattachée à la splanchnopleure. Il y a donc ici ce que **Heymons** a décrit chez les Orthoptères sous le nom de *cordon génital*, c'est-à-dire une partie mésodermique entourant les cellules sexuelles et rattachant les ébauches génitales à la splanchnopleure.

Du reste, comme je l'ai dit précédemment, c'est à ce stade que **Heider** (89), chez l'*Hydrophilus*, et **Wheeler** (88), chez le *Doryphora*, ont constaté la présence des organes génitaux. Mais ces auteurs ont cru que les cellules sexuelles étaient, comme le tissu qui les entoure, d'origine mésodermique.

3° *Ectoderme définitif.*

La couche ectodermique définitive évolue, chez les cinq espèces dont il s'agit ici, comme chez le *Clytra læviuscula*. En ce qui concerne la formation du tube digestif, particulièrement, l'ectoderme donne encore les trois parties de l'intestin. Il se forme d'abord une invagination ectodermique antérieure qui donne naissance au stomodæum et une invagination postérieure qui est le proctodæum. Une ébauche antérieure et une ébauche postérieure du mésentéron se forment, comme chez le *Clytra*, aux dépens du stomodæum et du proctodæum. Les deux ébauches donnent aussi quatre bandes longitudinales ectodermiques qui se réunissent deux à deux, de chaque côté de la ligne médiane. Les deux bandes longitudinales qui en résultent s'élargissent alors dans le sens ventral et dans le sens dorsal, et finissent par entourer le vitellus et par constituer l'épithélium du mésentéron.

Les bandes ectodermiques présentent une différence avec celles du *Clytra læviuscula*; tandis que chez cette dernière espèce elles sont constituées, sur la plus grande partie de leur longueur, par une simple assise de cellules, elles ont ici une épaisseur beaucoup plus forte; sur les coupes transversales on trouve ordinairement trois ou quatre rangées de cellules superposées. Cette différence est due sans doute à ce fait que, chez le *Clytra*, le mésentéron se forme dans un temps beaucoup plus long que chez les cinq autres espèces, puisque chez ces dernières le développement se fait à peu près deux fois plus vite que chez le *Clytra*. La multiplication cellulaire étant plus active, les cellules constituent un massif au lieu de former une simple lame. Ultérieurement, d'ailleurs, l'épaississement de la couche ectodermique diminue, et quand l'épithélium du mésentéron est définitivement formé, il n'a plus qu'une assise de cellules.

En même temps que l'épithélium, la paroi musculaire de l'intestin se développe comme chez le *Clytra*.

Il se forme aussi un diaphragme antérieur et un diaphragme postérieur; le premier est mitoyen entre l'intestin antérieur et

le mésentéron, et le second mitoyen entre l'intestin postérieur et le mésentéron.

Chez le *Gastrophysa raphani*, le *Chrysomela menthastri*, le *Lina populi*, le *Lina tremulæ* et l'*Agelastica alni*, le tube digestif tout entier a donc un épithélium d'origine ectodermique. Chez quelques-unes de ces espèces il n'est même plus possible de penser à attribuer l'origine des ébauches antérieure et postérieure du mésentéron à des cellules endodermiques qui viendraient se juxtaposer au niveau du stomodæum et du proctodæum, pour donner ensuite les ébauches en question. Chez le *Clytra læviuscula*, en effet, l'aspect des noyaux des cellules vitellines n'est pas, à première vue, très différent de celui des cellules qui forment les ébauches de l'épithélium du mésentéron. On pourrait donc penser que, peut-être, ces cellules vitellines peuvent prendre part à la formation de cet épithélium. Chez le *Gastrophysa raphani*, au contraire, les cellules vitellines sont déjà très différenciées quand le stomodæum commence à se former; elles ont un gros noyau que l'on ne peut confondre avec celui des autres cellules embryonnaires. Comme à ce moment il n'y a, au niveau du fond du stomodæum, que des cellules mésodermiques facilement reconnaissables, il est bien certain que l'endoderme ne prend pas part à la formation de l'épithélium du mésentéron. D'ailleurs, comme chez le *Clytra læviuscula*, on voit les cellules des ébauches antérieure et postérieure se multiplier par division indirecte, et en outre former un massif rattaché directement au bord du stomodæum et à celui du proctodæum.

Chez l'*Agelastica alni*, les caractères différentiels que je viens de signaler chez le *Gastrophysa raphani* sont encore plus accusés. Les cellules vitellines acquièrent en effet, de bonne heure, un noyau énorme par rapport à celui des autres cellules embryonnaires. Chez le *Lina populi*, le *Lina tremulæ* et le *Chrysomela menthastri*, ces caractères différentiels sont aussi assez nets.

Remarques sur l'évolution de l'ectoderme.

Parmi les organes ectodermiques, il en est seulement quatre dont je me sois occupé dans le présent chapitre : les enveloppes embryonnaires, le système nerveux, les cellules sexuelles et le tube digestif.

Les enveloppes embryonnaires ont été étudiées par plusieurs observateurs, surtout par **Graber** (88). Elles présentent, dans leur disposition, des différences assez grandes lorsqu'on les envisage chez les différents types d'Insectes. La séreuse a une disposition assez constante, car elle enveloppe toujours le vitellus. Quant à l'amnios, sa forme est liée au mode de formation et à la disposition définitive de la bande germinative. Je ferai observer que si, chez les Coléoptères, la bande germinative, lorsqu'elle est complètement formée, reste ordinairement à la surface du vitellus, elle peut, comme je l'ai décrit dans le chapitre III, s'invaginer plus ou moins dans l'intérieur de l'œuf pendant qu'elle se développe. On peut, si l'on veut, considérer ce fait comme rappelant l'état persistant qui se trouve réalisé chez les Hémiptères et quelques autres types.

Des deux enveloppes embryonnaires, la séreuse paraît être plus primordiale que l'amnios; on la retrouve chez tous les Insectes et chez les Myriapodes. L'amnios, au contraire, semble être spéciale aux Insectes, et, d'après les recherches d'**Heymons** (97), elle apparaît chez les Thysanoures où elle offre une disposition très simple pouvant être regardée comme primitive.

Quant à la signification des enveloppes embryonnaires, particulièrement de la séreuse, il est bien difficile de se prononcer à son sujet. On a émis de nombreuses hypothèses sur cette signification. Je me bornerai à faire remarquer qu'elles sont toutes forcément peu justifiées. Pour trouver la signification véritable de la séreuse, il faudrait pouvoir s'adresser à des types à embryogénie explicite. Or, ces types n'existent précisément pas chez les Insectes. Les Myriapodes ne peuvent non plus fournir aucun renseignement à ce sujet. Nous en sommes donc réduits à dire que la séreuse est sans doute un organe ayant une signification phylogénique, mais nous ne pouvons préciser cette signification.

Le système nerveux dérive de l'ectoderme par l'intermédiaire des neuroblastes. Comme je l'ai dit plus haut, ces dernières cellules paraissent exister chez tous les Insectes et donner les cellules nerveuses suivant le même processus.

Les cellules sexuelles, contrairement à l'opinion généralement admise, paraissent être toujours d'origine ectodermique. Lorsqu'elles se produisent pendant la segmentation, comme cela a lieu chez cinq des espèces que j'ai étudiées ici (le cas de la sixième espèce étant réservé), on peut, ainsi que je l'ai montré, les rattacher à l'ectoderme. Quand elles se produisent après la segmentation, elles semblent dériver directement de l'ectoderme. C'est le résultat auquel est arrivé **Heymons** (95, 96, 97), dans ses observations sur les Orthoptères. Lorsque les organes génitaux n'ont été vus que tardivement et ont été interprétés comme ayant une origine mésodermique, il y a eu manifestement observation incomplète. Par contre, les éléments qui entourent les cellules sexuelles et qui formeront les parois des follicules testiculaires et des gaines ovariques, et une partie des conduits sexuels, sont d'origine mésodermique.

La formation du tube digestif, chez les Insectes, est tout à fait remarquable. Les faits que j'ai signalés chez les Chrysomélides, sont conformes à ceux qu'ont décrits **Heymons** chez les Orthoptères, et avant lui **Ganin**, en 1874, et **Vœltzkow**, en 1886. L'erreur commise par les autres observateurs consiste en ce qu'ils ont décrit l'ébauche antérieure et l'ébauche postérieure du mésentéron comme dérivant du mésoderme (celui-ci devenait alors pour eux le mésendoderme). Cette erreur est d'autant plus inexplicable que le phénomène par lequel les ébauches en question naissent du stomodæum est extrêmement net. C'est ce qu'a observé **Heymons**, chez les Orthoptères, et ce que j'ai remarqué moi-même chez les Chrysomélides. On doit admettre que chez tous les Insectes élevés l'épithélium du tube digestif se forme complètement aux dépens de l'ectoderme. L'évolution de ce feuillet présente donc ainsi une anomalie remarquable, mais qui est une conséquence de celle qu'offre l'évolution du feuillet endodermique.

CHAPITRE VI

ÉVOLUTION DU MÉSODERME.

Je me contenterai d'exposer ici la marche générale de l'évolution du mésoderme, sans traiter toutes les questions qui lui sont liées, avec les détails qu'elles comporteraient s'il s'agissait d'étudier complétement le développement de tous les organes d'origine mésodermique. Pour la facilité de la description, je distinguerai deux périodes dans l'évolution du feuillet mésodermique : une première période qui s'étend depuis l'apparition de la bande germinative jusqu'à la formation complète des cavités cœlomiques, et une deuxième période allant jusqu'à l'éclosion de la larve. C'est pendant cette deuxième période que la cavité générale et les divers organes mésodermiques se différencient. Je m'occuperai d'abord, comme je l'ai fait pour l'ectoderme dans le chapitre précédent, exclusivement du *Clytra læviuscula*, puis j'indiquerai ensuite brièvement les principaux faits que j'ai observés chez les autres Chrysomélides.

I. — CLYTRA LÆVIUSCULA

Première période.

La plaque germinative étant complétement formée environ deux jours et demi après la ponte de l'œuf, et les cavités cœlomiques un peu après la fin du quatrième jour du développement, cette période correspond donc à une durée d'un jour et demi à peu près.

J'ai dit, dans le chapitre III, qu'au moment où la bande germinative est constituée, le mésoderme a la forme d'une plaque composée de cellules polyédriques ou arrondies, d'épaisseur variable et s'étendant sous la couche ectodermique primitive. J'ai fait remarquer, en outre, que dans la région antérieure et dans la région moyenne, la plaque germinative offre déjà des traces de *segmentation* portant simultanément sur la couche ectodermique et sur la couche mésodermique. Dans la région

postérieure, la bande germinative est, au contraire, encore insegmentée. De plus, si on considère la section transversale du mésoderme dans la région antérieure et dans la région moyenne (pl. VI, fig. 5), elle a une forme aplatie, ou offre déjà l'apparence d'une lame amincie dans sa région médiane et épaissie dans ses deux régions latérales. Dans la région postérieure, au contraire, la section transversale de la couche mésodermique a une forme encore triangulaire (semblable à celle qu'on peut observer dans la fig. 4, par exemple, qui correspond à un stade un peu plus jeune que celui de la fig. 5.) Enfin, dans la région segmentée, le mésoderme est plus développé au milieu des segments que sur leurs bords antérieurs et postérieurs. Tous ces faits montrent que le mésoderme se différencie *d'avant en arrière*, comme d'ailleurs le corps de l'embryon lui-même, au moins dans la première partie du développement [1].

A un stade un peu plus avancé, la différenciation s'est accentuée. En même temps, le retard observé entre la marche du développement dans la région postérieure et dans la région antérieure est devenu plus marqué. Dans la région antérieure, les segments mésodermiques se sont plus nettement individualisés; sur une section transversale, ils se montrent beaucoup plus épaissis sur les bords latéraux que sur la ligne médiane. En outre, une cavité est apparue dans l'épaisseur des régions marginales. Chaque segment mésodermique contient donc, alors, deux cavités qui sont les *cavités cœlomiques*. Dans la région postérieure de la bande germinative, les segments ne se sont pas encore individualisés; les cellules mésodermiques s'y sont, au contraire, énergiquement multipliées, et la couche mésodermique a, par suite, une épaisseur considérable, mais est insegmentée.

La coupe représentée par la fig. 7 de la pl. VI correspond à une section transversale faite dans la région moyenne d'un embryon, au stade où les cavités cœlomiques viennent de se produire dans les segments des parties antérieure et moyenne

1. Plus tard, en effet, le cœur, la paroi dorsale hypodermique et le mésentéron se forment plus vite en arrière qu'en avant.

de l'embryon. On voit que les cavités cœlomiques, *co*, sont situées dans les régions marginales des segments mésodermiques.

Après l'apparition des cavités cœlomiques, on peut distinguer, dans chaque segment mésodermique, une région médiane formée d'une lame cellulaire compacte, et deux régions marginales creusées chacune d'une cavité cœlomique. Dans chaque région marginale, on peut reconnaître une lame cellulaire somatique ou externe et une lame cellulaire splanchnique ou interne. Dans la fig. 7 de la pl. VI, *lm* est la lame médiane compacte, *co* la cavité cœlomique, *le* la lame externe, et *li* la lame interne.

Dans la partie de la plaque germinative qui correspond à la région céphalique et à la région thoracique de la future larve, les appendices se forment de très bonne heure, dès que les cavités cœlomiques se montrent dans les segments mésodermiques correspondants, et avant, par conséquent, que les segments mésodermiques se soient différenciés dans la partie terminale de la bande germinative. Les appendices apparaissent ainsi : un bourrelet ectodermique se produit au niveau des régions marginales des segments mésodermiques, et devient saillant dans la cavité amniotique. La lame externe mésodermique reste appliquée contre la paroi ectodermique qui constitue le bourrelet et suit son mouvement. A ce moment, le bourrelet, qui représente l'ébauche d'un appendice, est donc un tube creux dont la paroi est faite d'une tunique ectodermique et d'une tunique mésodermique emboîtées l'une dans l'autre, et dont la cavité est un prolongement de la cavité cœlomique du segment auquel correspond l'appendice. Ultérieurement, les cellules mésodermiques du bourrelet se répandent dans sa cavité pour se différencier en éléments musculaires. La coupe représentée dans la fig. 6 de la pl. VI est faite dans la région équatoriale d'un embryon, et passe par le milieu d'un segment où se produit l'ébauche d'une paire d'appendices; le bourrelet *br*, qui constitue chaque ébauche, commence à faire saillie dans la cavité amniotique. A ce moment, les cavités cœlomiques sont encore très peu développées. La même coupe passant en même temps par l'extrémité postérieure de la plaque germinative, on voit en

ms' l'énorme développement qu'a pris le mésoderme dans cette région.

Ensuite, progressivement, les segments postérieurs apparaissent, et les cavités cœlomiques se produisent dans ces segments, comme cela avait eu lieu d'abord pour les régions antérieure et moyenne de la plaque germinative. Mais il ne se produit pas d'appendice au niveau des segments abdominaux.

Je ne m'occuperai ici ni du nombre total des segments mésodermiques, ni des différences qu'ils peuvent présenter entre eux suivant qu'on les considère dans les différentes régions de la plaque embryonnaire. Je rappellerai seulement que, comme je l'ai décrit dans le chapitre précédent, les cellules sexuelles pénètrent dans les cavités cœlomiques des segments abdominaux, dès que ceux-ci se différencient.

Deuxième période. Formation de la cavité générale et des principaux organes mésodermiques.

Les cavités cœlomiques situées dans les différents segments mésodermiques représentent l'ébauche de la cavité générale. Cette dernière prend son extension définitive par suite d'un phénomène assez compliqué, qui consiste essentiellement dans la fusion longitudinale des diverses cavités cœlomiques situées d'un même côté du plan de symétrie de l'embryon, puis par la réunion, sur la ligne médiane ventrale, des deux cavités longitudinales et latérales ainsi formées, puis enfin par la fusion, sur la ligne médiane dorsale, de ces deux mêmes cavités. La durée de ce phénomène est assez longue, car, commencé au milieu du cinquième jour du développement, il n'est terminé que vers le dixième jour. Aussi, en même temps que la cavité générale, se forment la plupart des autres organes du corps, et particulièrement les organes d'origine mésodermique, tels que les muscles, le cœur, les globules sanguins et le tissu adipeux. Je décrirai ici les faits, autant que possible, dans l'ordre où ils se produisent, et j'examinerai successivement les points suivants :

1° La rupture de la lame médiane des segments mésodermiques et l'apparition des globules sanguins et du sinus épineural ;

2° La fusion longitudinale des cavités cœlomiques et la différenciation des éléments cellulaires qui constituent les segments mésodermiques;

3° L'extension, vers la ligne dorsale, de la cavité générale, et la formation définitive de celle-ci;

4° La marche générale de la formation des principaux organes mésodermiques.

1° Rupture de la lame médiane des segments mésodermiques et formation des globules sanguins.

Comme on peut le voir dans les fig. 5, 6 et 7 de la pl. VI, la lame médiane, qui réunit sur la ligne ventrale les deux parties latérales de chaque segment mésodermique, est peu épaisse et formée seulement d'une assise de cellules. Dans la suite du développement, dès que les segments mésodermiques sont partout différenciés, les cellules qui forment cette lame médiane se dissocient et deviennent libres, tout au moins celles qui sont sur la ligne médiane. C'est ce que montre, en *gl*, la coupe représentée par la fig. 8 de la pl. IX. Cette coupe correspond à un embryon âgé de cinq jours et dix-sept heures, mais en réalité la rupture de la lame médiane se produit à un stade un peu plus précoce. En même temps il y a, au niveau de cette bande médiane, un léger retrait du vitellus, de sorte qu'il se forme à cet endroit une très faible cavité limitée du côté ventral par l'ectoderme et particulièrement par la chaîne ganglionnaire ventrale, du côté dorsal par les fragments vitellins, et sur les côtés latéraux par les parties persistantes des segments mésodermiques. Cette cavité est désignée par les auteurs sous le nom de *sinus épineural* (*sep*). Chez certains Insectes, elle est très développée, par exemple chez le *Doryphora decemlineata*, d'après **Wheeler** (88), et chez la Forficule, d'après **Heymons** (95). Mais chez le *Clytra* le sinus est à peine indiqué, et est tout juste assez développé pour permettre ultérieurement la communication entre les deux cavités latérales produites par la fusion des cavités cœlomiques. Plus tard même, il ne prend pas un plus grand développement, comme on peut le voir sur les fig. 2 et 3 de la pl. IX. Cepen-

dant, à un stade déterminé, il présente une importance variant dans de faibles limites, suivant qu'on le considère en tel ou tel point du corps. Dans la coupe représentée dans la fig. 8 de la pl. IX, qui passe dans la région abdominale de l'embryon, il est peu développé. Si on examine les autres coupes transversales provenant du même embryon, on observe d'abord que le sinus épineural existe dans toute la longueur du corps, depuis le stomodæum jusqu'au proctodæum. En outre, on remarque qu'il est un peu plus ou un peu moins large, selon qu'on s'adresse à une coupe ou à une autre. Dans la région antérieure, au voisinage du stomodæum, il est généralement un peu plus développé que dans la région moyenne du corps. Il en est de même dans la région postérieure, près du proctodæum.

De même, le nombre des cellules sanguines qu'on observe dans chaque coupe est très variable, suivant les coupes. Ultérieurement, ces cellules cessent d'être abondantes dans le sinus épineural et se répandent dans la cavité générale.

Les cellules sanguines qui s'observent, comme je viens de le dire, dans le sinus épineural, sont les cellules mésodermiques provenant de la lame médiane des segments mésodermiques. Dès que ces cellules sont mises en liberté dans le sinus épineural, elles se différencient des autres cellules mésodermiques. Elles prennent une forme arrondie et grossissent sensiblement. Leurs noyaux sont très volumineux proportionnellement à la couche protoplasmique qui les entoure; ils ont un réseau chromatique très riche et très colorable. Lorsqu'elles ne sont pas comprimées, ces cellules ont une forme généralement sphérique, et le noyau, lui-même sphérique, est au centre du protoplasma.

2° Fusion longitudinale des cavités cœlomiques et différenciation des éléments qui forment les segments mésodermiques.

Si on observe des embryons âgés d'environ quatre jours et demi, on constate que la plaque embryonnaire conserve encore la position qu'elle occupait dès l'instant de sa formation. Son extrémité céphalique est restée à l'extrémité antérieure de l'œuf, et son extrémité caudale au milieu de la face dorsale de l'œuf.

Les segments mésodermiques sont alors bien constitués partout et possèdent leurs cavités cœlomiques petites et placées aux extrémités latérales de chacun d'eux.

Peu après, il se produit un raccourcissement considérable de la plaque germinative, de sorte que l'extrémité caudale de cette dernière vient se placer à peu près à l'extrémité postérieure de l'œuf. Quant à son extrémité céphalique, elle reste au pôle antérieur de l'œuf.

Le raccourcissement de la plaque embryonnaire s'accompagne d'un élargissement rapide de celle-ci. C'est alors que la lame médiane des segments mésodermiques se rompt de la façon que j'ai décrite plus haut.

Cette rupture de la bande mésodermique médiane se produit tout au début de la période de raccourcissement de la plaque embryonnaire. Je l'ai observée dans un embryon âgé de cinq jours et quelques heures, alors que la plaque embryonnaire était à peine raccourcie et que les cavités cœlomiques ne s'étaient pas encore modifiées.

Peu après la rupture de la bande mésodermique médiane, les cavités cœlomiques cessent d'être nettement individualisées dans chaque segment, et se fusionnent entre elles et avec le sinus épineural. Cette fusion est l'origine de la cavité générale définitive. En même temps, les éléments jusqu'alors non différenciés qui constituaient le tissu mésodermique se répartissent de manière à donner naissance aux ébauches des principaux organes mésodermiques.

Dans un embryon de cinq jours et demi, tel que celui dont une coupe est représentée dans la fig. 8 de la pl. IX, toutes ces transformations sont accomplies. Au début de la différenciation des éléments mésodermiques, on trouve essentiellement, dans chaque partie latérale des segments primitifs, du tissu mésenchymateux qui occupe la plus grande partie des anciennes cavités cœlomiques, et différentes bandes cellulaires compactes occupant divers points de leurs parois. En même temps, les organes génitaux ont pris leur place définitive à l'extrémité distale [1] de

1. J'appelle extrémité distale des cavités cœlomiques celle qui est la plus éloignée de la ligne ventrale de l'embryon.

ces cavités, et les cellules sexuelles primitives qui les constituent sont entourées d'une gaine de cellules ayant une origine mésodermique. Le tissu mésenchymateux qui remplit les cavités cœlomiques est destiné à fournir surtout le tissu adipeux de la larve. Parmi les bandes cellulaires compactes on peut distinguer : la *bande ventrale*, située près de la ligne ventrale de l'embryon, la *bande dorsale*, qui lui est opposée, la *bande latérale externe* et la *bande latérale interne*. La première et la troisième sont destinées à fournir surtout des éléments musculaires divers (transversaux ou longitudinaux). La bande cellulaire dorsale formera surtout le cœur et les éléments du diaphragme péricardial (diaphragme dorsal). Enfin, la bande cellulaire latérale interne donnera naissance aux muscles de l'intestin ; elle prend, dès le début, une très grande épaisseur, et sur les coupes sa section transversale a une forme ovale. La fig. 8 de la pl. IX, faite dans la région abdominale d'un embryon de cinq jours et dix-sept heures, montre les différentes parties que je viens d'indiquer ; on voit, en *bv*, la bande cellulaire ventrale, en *bd*, la bande cellulaire dorsale, en *be*, la bande externe, et en *bi*, la bande interne. Entre le vitellus et cette dernière, on voit, en *ep*, l'ébauche des deux bandes ectodermiques ventrales qui doivent former l'épithélium de l'intestin moyen, enfin les organes génitaux, en *gn*, et le tissu mésenchymateux, en *my*. En outre, les parois internes des cavités cœlomiques s'étant rompues entre la bande cellulaire interne et la bande cellulaire ventrale, il peut y avoir maintenant communication directe entre le sinus épineural, toujours peu développé, et les anciennes cavités cœlomiques. L'ensemble de toutes ces cavités, y compris le sinus épineural, représente une cavité générale qui occupe la face ventrale de l'embryon et commence à s'étendre latéralement en se dirigeant de chaque côté vers la région dorsale.

Heymons (95) a étudié la différenciation des segments mésodermiques chez les Orthoptères ; les faits que je viens d'indiquer concordent avec ceux qu'a décrits cet auteur, sauf en ce qui concerne les éléments mésodermiques qui enveloppent les cellules sexuelles. D'après **Heymons**, les cellules sexuelles seraient entourées par des éléments provenant des parois internes des

cavités cœlomiques, éléments qui se détacheraient de la région située entre la bande cellulaire interne et la bande cellulaire ventrale, près de la partie qui donne les cellules mésenchymateuses. Comme je l'ai dit dans le chapitre précédent, je n'ai pas trouvé de *cordon génital* chez le *Clytra læviuscula*.

Les différentes ébauches organiques d'origine mésodermique, que montre la coupe représentée dans la fig. 8 de la pl. IX, peuvent se retrouver non-seulement dans la région abdominale, mais encore dans les autres régions du corps. Les organes génitaux seuls sont localisés dans la région abdominale de l'embryon.

Le tissu mésenchymateux existe dans les coupes de la région antérieure et de la région moyenne du corps, aussi bien que dans celles de la région abdominale. Partout il remplit la plus grande partie des anciennes cavités cœlomiques. Il forme donc, à ce moment, deux masses continues placées à droite et à gauche du plan de symétrie de l'embryon, à une petite distance de la chaîne nerveuse. Les cellules qui le constituent sont unies lâchement entre elles et contiennent déjà, à ce stade, de grandes vacuoles. Les deux cordons de tissu mésenchymateux sont directement au contact du vitellus par leur partie dorsale et interne, par suite de l'interruption qui existe entre la bande cellulaire compacte interne et la bande cellulaire compacte ventrale (fig. 8, pl. IX).

Les bandes cellulaires internes, qui doivent fournir la tunique musculaire de l'intestin moyen, existent sur toute la longueur des bandes longitudinales ectodermiques qui doivent donner naissance à l'épithélium du mésentéron. Elles sont placées entre ces bandes ectodermiques et les cordons du tissu mésenchymateux (fig. 8. pl. IX). Chacune d'elles est continue sur toute sa longueur et très épaisse; au stade de la fig. 8 de la pl. IX, la section de ces bandes cellulaires est ovale et montre environ trois ou quatre assises cellulaires superposées. A ce stade, les cellules elles-mêmes de ces bandes sont encore serrées étroitement les unes contre les autres et n'offrent aucune trace de différenciation.

La bande cellulaire ventrale, la bande cellulaire dorsale et la bande cellulaire externe, qui ne sont encore que des amas de

cellules mésodermiques non différenciées, peuvent se suivre également sur toute la longueur du corps de l'embryon.

L'ébauche de la cavité générale, qui est constituée par la réunion du sinus épineural et des anciennes cavités cœlomiques, est continue aussi sur toute la longueur du corps de l'embryon, dont elle occupe la face ventrale; mais en réalité elle est en très grande partie remplie par les différents organes qui s'y trouvent placés.

3° Achèvement de la cavité générale.

Chez le *Clytra læviuscula*, la durée de la formation de la cavité générale est assez longue, car cette dernière n'est pas complètement achevée avant le onzième jour du développement; la durée totale de cette formation est donc d'environ six jours. En même temps que la cavité générale se constituent également les parois épithéliale et musculaire de l'intestin moyen, la paroi du corps et le cœur. Ces différentes formations progressent avec la même vitesse, car elles sont une conséquence de l'extension, vers la ligne dorsale de la plaque germinative, et de la fermeture de celle-ci sur elle-même, autour du vitellus de l'œuf. En même temps, la largeur de la membrane amniotique (qui réunit dorsalement les deux bords de la paroi ectodermique du corps) diminue au contraire de plus en plus.

Pendant son extension vers la ligne dorsale, la cavité générale reste toujours limitée, de chaque côté, par la bande cellulaire dorsale qui réunit encore le bord de la paroi intestinale au bord de l'ectoderme. Cette bande dorsale subit d'ailleurs des modifications que je décrirai plus loin.

Dans la fig. 2 de la pl. IX, qui se rapporte à un embryon de neuf jours, la cavité générale est notablement plus grande que dans la fig. 8 de la même planche relative à un embryon de cinq jours et dix-sept heures.

Dans la fig. 3 de la pl. IX, représentant une coupe d'un embryon de près de dix jours, elle a encore augmenté considérablement. Comme à ce stade la paroi intestinale s'est complètement formée du côté ventral, la cavité générale n'est plus nulle part limitée

par le vitellus. Elle est même alors déjà fermée en arrière, tandis que plus on envisage une région située antérieurement, plus ses bords dorsaux sont encore éloignés l'un de l'autre. Dans la coupe figurée dans la fig. 3, coupe qui passe par les organes génitaux, *gn*, de l'embryon, les bords de la cavité générale sont encore très éloignés de la ligne dorsale, mais, plus en arrière, cette distance diminue jusqu'à devenir nulle. En d'autres termes, la cavité générale — et toute la région dorsale de l'embryon — s'achèvent d'arrière en avant.

Au stade de la fig. 4 de la pl. IX, la cavité générale et toute la région dorsale de l'embryon sont définitivement formées. Comme le montre cette figure, la cavité générale est en grande partie remplie par les divers organes qui s'y trouvent.

Marche générale de la formation des principaux organes mésodermiques.

Les principaux organes qui prennent naissance aux dépens du mésoderme sont le tissu adipeux, les muscles et l'appareil circulatoire.

Le tissu adipeux dérive des deux cordons mésenchymateux que j'ai signalés plus haut et qui occupent de bonne heure (fig. 8, pl. IX, *my*) la plus grande partie des cavités cœlomiques, après que celles-ci se sont fusionnées longitudinalement. Les cellules qui le constituent se multiplient encore pendant la formation de la cavité générale et se groupent autour des divers organes que celle-ci renferme. On les trouve ainsi autour des organes génitaux, du tube digestif, des tubes de Malpighi, et autour des muscles. Ces cellules se chargent de granulations graisseuses qui, sur les préparations, ont été dissoutes par les réactifs; elles ont alors un aspect vacuolaire très caractéristique.

Le tissu adipeux se voit encore en *my*, dans les fig. 1, 2, 3, 4 de la pl. IX.

Les muscles qui prennent naissance pendant le développement embryonnaire sont extrêmement nombreux. Outre ceux qui doivent recouvrir la tunique épithéliale de l'intestin, il y a les muscles qui entrent dans la formation du septum péricar-

dique et les différents muscles pariétaux. Je m'occuperai ici seulement du développement de la tunique musculaire de l'intestin. Quant aux autres muscles, ils proviennent surtout des cellules de la lame externe (pl. IX, fig. 8, *be*), c'est-à-dire de la paroi somatique des anciennes cavités cœlomiques. Les cellules, qui sont encore non différenciées au stade embryonnaire de la fig. 8, ne tardent pas à se séparer les unes des autres, à s'allonger, et à se transformer progressivement en fibres musculaires striées. Au stade de la fig. 2 de la pl. IX, cette transformation est déjà indiquée; au stade de la fig. 3, elle est beaucoup plus nette, car les cellules musculaires présentent déjà des stries longitudinales et des stries transversales faciles à observer. Enfin, au stade de la fig. 4, les fibres musculaires striées ont à peu près acquis tous leurs caractères normaux.

La tunique musculaire de l'intestin, particulièrement dans la région de l'intestin moyen, présente des particularités remarquables pendant son développement. C'est la *lame cellulaire interne* qui fournit la tunique musculaire de l'intestin moyen. Elle ne conserve pas longtemps l'épaisseur qu'elle avait au stade de la fig. 8 de la pl. IX, mais s'aplatit bientôt de façon à constituer une simple assise de cellules. Cette assise, adossée contre la lame épithéliale ectodermique qui la sépare du vitellus. s'étend ventralement et dorsalement en accompagnant cette dernière au fur et à mesure qu'elle s'acroît elle-même. Bientôt, elle s'unit sur la ligne ventrale avec la bande cellulaire interne symétrique, et croît dorénavant seulement vers la ligne dorsale. A la fin du dixième jour son évolution est terminée. Comme la tunique épithéliale, la tunique musculaire se ferme dorsalement d'abord en arrière, puis progressivement vers l'avant. En avant et en arrière, la tunique musculaire de l'intestin moyen, formée comme je viens de l'indiquer, se continue directement avec la tunique musculaire du stomodæum et du proctodæum, qui s'est formée elle-même aux dépens du mésoderme ambiant. Les fig. 2, 3 et 4 de la pl. IX montrent, en *tmi*, la tunique musculaire de l'intestin moyen à des degrés divers de son développement.

Au niveau du diaphragme antérieur et du diaphragme posté-

rieur, la tunique musculaire passe directement de l'intestin moyen à l'intestin antérieur et à l'intestin postérieur, de sorte que les diaphragmes sont toujours constitués par un simple épithélium non doublé d'une couche musculaire.

Formation du cœur.

La bande cellulaire dorsale subit de son côté des modifications importantes. Au stade de la fig. 8 de la pl. IX, les cellules qui la forment ne sont pas encore différenciées. Mais bientôt, les cellules les plus dorsales de cette bande mésodermique deviennent distinctes des cellules voisines et prennent une taille beaucoup plus considérable qu'elles. Ces cellules spéciales sont les *cardioblastes*; elles sont destinées à former les parois du cœur. Elles sont disposées, de chaque côté, en une file longitudinale s'étendant sur toute la longueur du corps de l'embryon. Sur les coupes transversales de ce dernier, on ne voit jamais qu'un seul cardioblaste de chaque côté. Ces cardioblastes sont représentés en *cb*, dans les fig. 2 et 3 de la pl. IX.

Quant aux cellules mésodermiques voisines des cardioblastes, elles donnent les éléments du tissu graisseux péricardique et sans doute aussi du septum péricardique.

Après que la région dorsale de l'embryon s'est constituée, les deux files de cardioblastes se sont rapprochées sur la ligne médiane, et la cavité du cœur se trouve formée par l'espace libre que laissent entre elles ces cellules. A mesure qu'ils se rapprochent de la ligne médiane, les cardioblastes deviennent en effet concaves sur leur face dorsale, et au moment de leur réunion, les bords supérieurs et inférieurs des cellules concaves se placent seuls au contact, ce qui laisse une cavité entre les deux cellules. Au moment de la réunion des cardioblastes, les deux ébauches latérales du septum péricardique se réunissent également sur la ligne médiane et offrent déjà des fibres musculaires assez développées.

La fig. 4 de la pl. IX, qui correspond à une coupe faite dans la région abdominale d'un embryon dont la partie dorsale vient de se constituer, montre le cœur en *cœ*, et le septum péricar-

dique en *sp*. La cavité du cœur a une forme ovale et est limitée de tous côtés par les anciens cardioblastes. Ses parois latérales se trouvent être aussi plus épaisses que sa paroi dorsale et sa paroi ventrale. Les noyaux des cardioblastes sont placés dans les parois latérales du cœur. Sur les bords de ce dernier arrivent de nombreuses fibres musculaires qui, sur la fig. 4, ont une disposition très irrégulière. Très souvent, les coupes transversales du cœur montrent que des cellules sanguines sont déjà, à ce stade, renfermées dans sa cavité. Le rapprochement intime des cardioblastes ne se produit pas sur toute la longueur du vaisseau dorsal en même temps. Comme pour les bords de l'hypoderme et de la paroi de l'intestin moyen, il s'effectue d'arrière en avant. Au stade de la fig. 3 de la pl. IX, par exemple, il est déjà achevé tout à fait en arrière, et on trouve là le cœur constitué. Vers l'avant, au contraire, les cardioblastes sont de plus en plus espacés.

Lorsque les cardioblastes sont sur le point de s'unir pour constituer le cœur, ils ont une forme nettement triangulaire. L'une des bases du triangle réunit le bord dorsal de la paroi intestinale à la paroi du corps et est appliquée contre le mésoderme; le sommet opposé à cette base est aussi appliqué contre l'hypoderme, mais plus près de la ligne dorsale que tout le reste du corps de la cellule. Cette disposition est peu visible dans les fig. 2 et 3 de la pl. IX, parce que dans ces figures le grossissement des cardioblastes est relativement très faible. Une autre base du triangle est appliquée contre la paroi du corps; quant à la troisième, qui est un peu concave, elle est tournée vers le plan de symétrie de l'embryon.

Quand les cardioblastes sont près de se réunir, leurs sommets les plus dorsaux, qui s'appuyaient contre l'hypoderme, quittent ce dernier et s'inclinent l'un vers l'autre, jusqu'à ce qu'ils se touchent sur la ligne médiane. A ce moment, les deux cardioblastes qui viennent de s'unir forment une sorte d'arche, car ils sont rapprochés seulement par leurs sommets et pas encore par leurs bases. Les bases se réunissent ensuite et le tube cardiaque se ferme ainsi progressivement. Avant que les bases des cardioblastes soient au contact, la cavité qu'ils forment reste

donc ouverte du côté du vitellus. Quand le tube cardiaque est terminé, il se trouve un peu éloigné à la fois de la paroi dorsale du corps et de la cavité intestinale (pl. IX, fig. 4, *cœ*).

II. — GASTROPHYSA RAPHANI, CHRYSOMELA MENTHASTRI, LINA POPULI, LINA TREMULÆ ET AGELASTICA ALNI.

Chez ces cinq espèces, l'évolution du mésoderme ne présente pas de différences essentielles avec celle que je viens de décrire chez le *Clytra læviuscula*.

La couche mésodermique, formée, comme je l'ai décrit, par des procédés un peu variables, s'aplatit sous l'ectoderme et prend la forme d'une lame plane. Puis, il se produit une différenciation qui aboutit à la formation de segments mésodermiques constitués comme chez le *Clytra læviuscula*. Cette différenciation se produit ici encore d'avant en arrière.

La différenciation des segments mésodermiques a lieu ensuite. La bande médiane donne naissance à des cellules qui s'isolent, grossissent et s'arrondissent : ce sont les globules sanguins. Il se produit aussi un sinus épineural peu développé.

La lame splanchnique des cavités cœlomiques primitives donne ici encore naissance à du tissu mésenchymateux qui remplit ces cavités, et à une bande cellulaire compacte chargée de former la tunique musculaire de l'intestin moyen. En outre, il y a ici (sauf chez l'*Agelastica alni*, où je n'ai fait aucune observation à ce sujet) un cordon génital, c'est-à-dire un segment de l'ancienne paroi splanchnique des cavités cœlomiques primitives contenant les cellules génitales.

Il y a enfin aussi une bande cellulaire dorsale et une bande cellulaire ventrale disposées comme chez le *Clytra*, et l'ancienne paroi somatique des cavités cœlomiques forme une bande cellulaire externe chargée surtout de donner des éléments pour la constitution des muscles de la paroi du corps.

La cavité générale se forme d'abord aussi ventralement par la réunion des cavités cœlomiques primitives entre elles et avec le sinus épineural. Elle s'étend ensuite dorsalement, comme

chez le *Clytra læviuscula*; mais elle se forme beaucoup plus rapidement que chez cette espèce, ce qui est en rapport avec la durée beaucoup plus courte du développement total de l'embryon.

La lame cellulaire interne s'adosse également contre la lame ectodermique destinée à former l'épithélium de l'intestin moyen. Elle est au début très épaisse et très nettement différenciée. Elle s'accroît dorsalement et ventralement, mais conserve une grande épaisseur jusqu'à un stade plus avancé que chez le *Clytra*. Peu à peu, elle s'aplatit cependant et se réduit à une seule assise de cellules.

Les cardioblastes se différencient de bonne heure et ont une forme triangulaire très nette. Ils se comportent comme chez le *Clytra læviuscula*.

Remarques sur l'évolution du mésoderme.

L'évolution du mésoderme ne présente, chez les Insectes, rien d'anormal. Le feuillet mésodermique se distingue donc, à ce point de vue, des deux autres feuillets germinatifs.

Cette évolution du mésoderme a été très bien étudiée chez les Orthoptères par **Heymons**; mes courtes observations sur les divers organes mésodermiques concordent absolument avec les résultats obtenus par cet observateur. En ce qui concerne notamment la formation des globules sanguins, j'admets comme lui que ces éléments dérivent de la région médiane des segments mésodermiques. Certains auteurs, au contraire, veulent faire dériver les globules sanguins des cellules vitellines. Récemment encore, **Petrunkewitsch** (98), qui a étudié la formation du cœur chez l'*Agelastica alni*, prétend que les globules sanguins dérivent des cellules vitellines. Je me bornerai à faire remarquer qu'au moment où, d'après cet auteur, les cellules vitellines se transformeraient en globules sanguins, elles sont toutes en voie de dégénérescence assez avancée. Quant au canal (?) *gastrovasculaire* qui existe au moment où les cardioblastes sont réunis par leur bord dorsal et pas encore par leur bord ventral, il n'a pas de signification spéciale; il ne repré-

sente qu'une phase du développement du vaisseau dorsal. Il est dû seulement à la diminution de l'espace qui, aux stades un peu plus jeunes, sépare les deux lignes latérales de cardioblastes. Mais il ne joue aucun rôle, et si parfois on peut trouver des globules vitellins dans son intérieur, c'est qu'ils y ont pénétré accidentellement pendant les manipulations qu'on a fait subir à l'embryon. Je suis complètement d'accord avec **Petrunkewitsch** relativement au processus de la formation du vaisseau dorsal lui-même par le rapprochement, sur la ligne médiane, des cardioblastes.

Ce mode de formation est aussi celui qui a été décrit par **Wheeler** (88) chez le *Doryphora decemlineata*, et par divers auteurs chez d'autres Insectes.

Enfin, je signalerai l'opinion émise, en 1888, par **Wheeler** (88) sur l'origine du corps graisseux. Dans son travail sur le *Doryphora decemlineata* et sur la Blatte, cet auteur suppose que le tissu graisseux pourrait dériver de l'endoderme (c'est-à-dire, pour **Wheeler**, des cellules qui forment finalement l'épithélium de l'intestin moyen). Mes observations sur les Chrysomélides m'ont conduit à admettre avec **Heymons** que le tissu graisseux dérive du mésoderme, particulièrement des lames splanchniques des cavités cœlomiques (pl. IX, fig. 8).

CHAPITRE VII

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Sur les feuillets germinatifs des Insectes et sur les feuillets germinatifs des Métazoaires.

Comme on a pu le voir d'après l'exposé historique que j'ai fait dans le chapitre I, le feuillet endodermique des Insectes a donné lieu jusqu'ici à de vives discussions. En outre, si **Heymons** (95, 96, 97) a apporté beaucoup de lumière dans tout ce qui concerne cette question, cet auteur a formulé, à la suite de ses travaux sur les Orthoptères, des conclusions essentiellement

discutables. Beaucoup d'embryologistes, en effet, admettront difficilement que, chez les animaux, les feuillets germinatifs n'aient pas une importance considérable pour la détermination de l'homologie des organes, et que, chez les différents Métazoaires, les feuillets primitifs eux-mêmes, c'est-à-dire l'ectoderme et l'endoderme, ne soient pas rigoureusement homologues les uns des autres. Je crois par suite nécessaire d'examiner, dans un chapitre spécial, les diverses questions théoriques que peuvent soulever les phénomènes si particuliers que l'on observe à propos du développement embryonnaire des Hexapodes. J'exposerai donc ici quelques considérations générales sur les éléments qui constituent les trois feuillets, sur leur évolution, et sur l'influence que peut avoir la singularité de cette évolution sur la théorie des feuillets germinatifs des Métazoaires.

a. — **Quels sont les éléments qui, chez les Insectes, représentent les trois feuillets germinatifs?**

Il importe avant tout, ici, de déterminer quels sont les éléments qui représentent l'endoderme; alors seulement, en effet, il sera possible de reconnaître sans hésitation l'ectoderme et le mésoderme. Si la règle générale d'après laquelle l'endoderme donne naissance à l'épithélium de l'intestin moyen était applicable aux Insectes, il n'y aurait qu'à appeler endoderme les cellules qui forment, dans le cas actuel, l'épithélium du mésentéron. Mais cette règle est ici manifestement en défaut, car l'épithélium dont il s'agit provient tantôt des cellules dites « cellules vitellines », tantôt de lames ou de cordons cellulaires qui partent du stomodæum et du proctodæum. Or, on ne saurait admettre que les cellules vitellines ne se correspondent pas chez tous les Insectes. Si donc elles représentent l'endoderme dans un cas, elles doivent le représenter aussi dans tous les autres. Il s'agit donc de décider si les proliférations cellulaires qui forment l'épithélium du mésentéron représentent, dans un cas quelconque, l'endoderme, ou au contraire si ce feuillet est représenté par les cellules vitellines.

J'établirai d'abord ce principe que les proliférations cellulaires

émanées du stomodæum et du proctodæum ne peuvent représenter l'endoderme. En premier lieu ces proliférations se produisent trop tardivement. En effet, comme je l'ai décrit précédemment, elles n'apparaissent, chez le *Clytra læviuscula*, que vers le cinquième jour du développement, alors que l'embryon est déjà pourvu d'un certain nombre d'organes, tels que les enveloppes embryonnaires, les cellules vitellines et les fragments vitellins. L'ectoderme est alors déjà divisé en anneaux rudimentaires, le mésoderme possède les cavités cœlomiques, et les appendices du corps sont apparus. Il est difficile d'admettre que l'endoderme ait pu subir un pareil retard dans son apparition.

En second lieu, on ne peut considérer comme un feuillet spécial les proliférations cellulaires dont il s'agit ici, car alors on devrait en faire autant pour toutes les ébauches organiques dérivant des divers feuillets. Ces proliférations cellulaires naissent, en effet, de l'ectoderme de la même manière que les divers organes naissent des différents tissus; rien n'indique qu'elles constituent un tissu spécial.

En troisième lieu, ces proliférations cellulaires ne se produisent pas chez certains Insectes, tels que les Thysanoures et les Libellulides, et, si elles représentaient l'endoderme, elles devraient se produire partout, à moins qu'il y ait des raisons spéciales pour qu'il n'en soit pas ainsi. Or, de telles raisons ne peuvent même être soupçonnées chez les Thysanoures et les Libellulides.

Donc, les proliférations du stomodæum et du proctodæum, bien que donnant naissance, quand elles se produisent, à l'épithélium de l'intestin moyen, ne peuvent représenter l'endoderme.

J'établirai maintenant que les cellules vitellines représentent le feuillet endodermique. Il y a d'abord cette raison que ce rôle ne peut appartenir aux proliférations ectodermiques dont je viens de parler; mais il y en a d'autres encore.

1° Il est permis d'admettre *a priori*, que si l'endoderme des Insectes n'évolue pas normalement, c'est-à-dire ne donne pas toujours naissance à l'épithélium du mésentéron, les anomalies offertes *peuvent* être moins marquées chez les types infé-

rieurs du groupe que chez les plus élevés. Or, les cellules vitellines, chez les Thysanoures et chez les Libellulides, donnent l'épithélium de l'intestin moyen, tandis qu'elles ne le donnent pas chez les types plus élevés. L'argument fourni par le cas des Thysanoures et des Libellulides, en faveur de l'assimilation des cellules vitellines au feuillet endodermique, est donc plus fort que l'argument fourni contre cette assimilation par le cas des Insectes élevés.

Chez certains Hyménoptères parasites, il est vrai, les cellules vitellines n'apparaissant quelquefois plus du tout, le feuillet endodermique cesserait donc alors de se produire? Cela est absolument exact, mais ici il y a une explication rigoureuse que je donnerai un peu plus loin, à propos des considérations générales sur l'évolution de l'endoderme.

2° Les Insectes étant des animaux terrestres très élevés en organisation, et ayant, par suite, un œuf extrêmement riche en vitellus nutritif, il est logique de supposer que, chez eux, les divers stades du développement ne peuvent représenter que très incomplètement et d'une façon très altérée, les diverses étapes par lesquelles ont dû passer leurs ancêtres. En d'autres termes, l'ontogénie ne peut être ici une image nette de la phylogénie. Mais, à côté des Insectes, se trouvent d'autres groupes animaux faisant partie comme eux de l'embranchement des Arthropodes; ce sont : les Crustacés, les Myriapodes, les Arachnides et le *Peripatus*. On a le droit de rechercher, dans ces groupes, comment se trouvent représentés les divers feuillets germinatifs, et d'en tirer, s'il est possible, des indications relativement à ces mêmes feuillets chez les Insectes. Ainsi, les Myriapodes sont extrêmement voisins des Insectes, et de plus, ils sont moins élevés qu'eux en organisation. De même, les Crustacés offrent des types où la spécification des feuillets germinatifs peut nettement s'établir, car ils renferment des formes marines à embryogénie explicite, et des types à embryogénie condensée, mais où on peut encore reconnaître facilement les différents feuillets.

Or, les auteurs qui se sont occupés du développement embryonnaire des Myriapodes sont d'accord pour faire dériver

l'intestin moyen des cellules vitellines. Ici, les cellules vitellines représentent certainement l'endoderme.

Il paraît en être de même chez certains Crustacés; mais les renseignements relatifs au développement de ces animaux sont encore trop contradictoires pour qu'on puisse se faire une opinion précise sur l'évolution de leur endoderme. Dans certains cas, ce feuillet se produit par une invagination nette de l'ectoderme, tandis que dans d'autres, au contraire, il se produit des cellules vitellines évoluant plus ou moins comme celles des Insectes, et formant définitivement l'épithélium du mésentéron. En d'autres termes, si on ne peut plus dire, avec **Balfour** (80), que « chez tous les Trachéates, les cellules vitellines donnent naissance à l'épithélium de l'intestin moyen », il semble bien qu'on ait le droit de dire : *chez tous les Trachéates, les cellules vitellines représentent l'endoderme.*

L'endoderme étant bien déterminé, l'ectoderme est logiquement représenté par l'enveloppe blastodermique, et le mésoderme par le feuillet qui dérive de l'ectoderme, soit par invagination, soit par tout autre moyen.

b. — Considérations générales sur la formation des feuillets germinatifs des Insectes.

Étant donnée la richesse de l'œuf des Insectes en vitellus nutritif, on ne doit pas s'attendre à trouver, chez ces animaux, une segmentation régulière intéressant simultanément les noyaux de segmentation et toute la masse vitelline. Mais, toute l'histoire de la segmentation est ici dominée par ce fait que le vitellus nutritif ne se sépare pas complètement du vitellus formatif, contrairement à ce qui se produit dans les œufs amictolécithes qui, eux aussi, sont extrêmement riches en deutolécithe.

Les expressions d'œufs périblastiques (Hæckel), ou d'œufs centrolécithes (Balfour), sont impropres pour désigner les œufs des Insectes; c'est en réalité plutôt le type homolécithe qui est réalisé, mais à un degré extrême, par suite de la grande abondance du vitellus nutritif, ce qui remplace la segmentation totale, encore possible dans les œufs homolécithes peu riches en

deutolécithe, par un mode de segmentation tout différent, la *segmentation intravitelline*. Ces divers modes de répartition du vitellus nutritif, ainsi que les divers types de segmentation qui en résultent, n'ont pas d'ailleurs grande importance, car si on envisage le groupe des Arthropodes dans son ensemble, on trouve, sous ce rapport, des cas extrêmement variés. Comme on le sait, en effet, on peut observer dans ce groupe, outre la segmentation intravitelline, la segmentation totale, la segmentation discoïdale et la segmentation superficielle.

Chez les Insectes, l'ectoderme et l'endoderme peuvent très souvent être distincts déjà avant que la segmentation soit terminée. Ainsi l'endoderme du *Clytra læviuscula* et celui du *Lina populi*, particulièrement, accusent déjà des caractères de dégénérescence avant que la segmentation soit terminée. Comme je l'ai dit à propos du *Campodea*, du *Gryllotalpa* et de la Mante, il peut arriver que toutes les cellules de segmentation aillent d'abord à la périphérie de l'œuf, et que les cellules endodermiques n'émigrent que plus tard dans le vitellus. Ce processus est même plus primordial que celui dans lequel les cellules endodermiques se différencient pendant la segmentation. Mais il n'est pas nécessaire de vouloir y ramener la formation de l'endoderme chez tous les Insectes. Wheeler (88) émit l'idée que, chez tous les Insectes, les éléments cellulaires provenant de la segmentation se rendent à la périphérie de l'œuf, et que les cellules vitellines émigrent seulement ensuite dans l'intérieur de l'œuf. Il ajouta même qu'il peut arriver que les éléments émigrent de la périphérie avant que toutes les cellules de segmentation y soient elles-mêmes arrivées. Cette supposition est inutile et même en contradiction avec les faits que j'ai signalés chez les Chrysomélides. Il n'y a rien d'extraordinaire à ce que les cellules endodermiques soient déjà distinctes des cellules ectodermiques avant la fin de la segmentation. Dans tous les groupes animaux, on peut trouver des faits de ce genre, et quelquefois même le futur endoderme se distingue du futur ectoderme dès la division de l'œuf en deux cellules.

A la fin de la segmentation, l'ectoderme et l'endoderme des Insectes sont donc, le plus souvent, bien distincts. On peut dire

par conséquent que ce stade correspond au stade gastrula. Chez les Insectes où toutes les cellules de segmentation se portent à la périphérie, la fin de la segmentation correspond au stade blastula. Le phénomène par lequel des cellules se détachent de la périphérie pour aller constituer les cellules vitellines, c'est-à-dire l'endoderme, constitue alors une gastrulation. Chez quelques Insectes il se produit donc une blastula et une gastrulation, tandis que chez la plupart d'entre eux le stade blastula et la gastrulation sont sautés, ou, si l'on veut, se confondent avec la segmentation.

Il y a là une abréviation ontogénique qui n'a pas lieu de surprendre dans un groupe comme celui des Insectes, et qui peut s'observer aussi dans tous les autres groupes animaux, si on choisit des types à embryogénie condensée. On ne doit donc pas s'étonner, comme le font certains auteurs, de ne pas trouver de gastrulation par invagination chez les Insectes, ni s'efforcer de chercher quand même à en trouver une, ni enfin tirer argument de l'absence d'une telle gastrulation pour nier l'existence du stade gastrula lui-même. Comme on le sait, la gastrula produite par invagination n'est nette que dans les formes animales ayant conservé un développement explicite; dans les autres elle est plus ou moins masquée et peut disparaître complètement, lorsque la teneur de l'œuf en vitellus nutritif atteint une certaine valeur. Le stade gastrula n'en est pas moins plus ou moins clairement représenté, et correspond au moment du développement où l'embryon est formé des deux feuillets embryonnaires primitifs.

La formation du mésoderme suit de près celle des deux feuillets primitifs. A ce point de vue, le développement des Insectes est donc encore conforme aux lois générales de l'embryogénie. Il n'y a aucune importance particulière à attacher au processus même de la formation; celle-ci se fait par invagination, ou par prolifération cellulaire, ou par détachement d'un segment ectodermique (*Gastrophysa*, *Forficula*). Le fait à retenir est que le mésoderme est toujours nettement d'origine ectodermique.

Je répéterai encore ici qu'on ne doit pas parler de mésendoderme chez les Insectes, car la conception de ce mésendoderme

reposait sur une erreur d'observation. L'invagination mésodermique ne peut plus être, pour la même raison, désignée sous le nom de gastrula. Enfin, l'expression de *protendoderme* employée par **Roule** (94), dans son Traité d'embryologie comparée, pour désigner le mésoderme et les cellules vitellines, ne peut pas être conservée non plus.

D'après l'auteur que je viens de citer, les cellules sexuelles des Arthropodes n'apparaîtraient jamais pendant la segmentation et se formeraient plus tard aux dépens du mésoderme. Mes observations sur les Chrysomélides contredisent formellement cette opinion. L'apparition précoce des cellules sexuelles dès la période de segmentation n'a d'ailleurs, non plus, rien d'extraordinaire, et on connaît un certain nombre d'animaux où elle se fait aussi tôt ou même plus tôt que chez les Insectes. Je me contenterai de citer ici le cas de l'*Ascaris*, où les cellules sexuelles apparaissent dès le début de la segmentation.

c. — Considérations générales sur l'évolution des feuillets germinatifs des Insectes.

Si l'on compare l'évolution des feuillets germinatifs des Insectes à celle des feuillets germinatifs des autres animaux, on trouve que la première offre deux anomalies. La première de ces anomalies consiste en ce fait que l'endoderme ne donne pas toujours naissance à l'épithélium de l'intestin moyen. La seconde, qui est corrélative de la première, consiste en ce que, chez les Insectes où l'intestin moyen est indépendant de l'endoderme, le tube digestif tout entier est d'origine ectodermique. Ces deux anomalies entraînent en outre cette conséquence que, chez beaucoup d'Insectes adultes, il n'y a aucun organe endodermique, et que chez quelques-uns même l'endoderme n'apparaît même plus pendant le développement embryonnaire.

La cause première de ces faits si imprévus réside dans l'adaptation étroite qu'ont subie les cellules vitellines, relativement à la digestion du vitellus nutritif. J'envisagerai successivement à ce sujet les Thysanoures et les Libellulides, les Insectes élevés en organisation, et les Hyménoptères parasites.

1° Thysanoures et Libellulides.

Chez les Thysanoures, le vitellus nutritif est, comme chez les autres Insectes, très abondant. Les cellules endodermiques, réparties dans la masse de l'œuf, digèrent peu à peu ce vitellus pendant le développement embryonnaire. D'après les recherches d'**Heymons**, chez le Lépisme, ces cellules conserveraient leurs caractères normaux, c'est-à-dire ne dégénéreraient pas et ne se multiplieraient pas par amitose. Mais, cet auteur ayant constaté l'existence de « paracytes » dans l'œuf du Lépisme, et d'après mes observations, qui me portent à croire que les « paracytes » seraient des cellules endodermiques dégénérescentes, il pourrait se faire que certaines cellules vitellines des Thysanoures commencent à dégénérer pendant le développement embryonnaire. Cela n'empêcherait nullement que certaines d'entre elles puissent conserver leurs caractères normaux, car il est certain que toutes les cellules endodermiques ne dégénèrent pas simultanément, mais au contraire successivement. Quoi qu'il en soit, que les « paracytes » d'**Heymons** soient ou ne soient pas de nature endodermique, il est certain que les cellules endodermiques employées pour la digestion du vitellus nutritif ne commencent que très tard à former l'épithélium de l'intestin moyen. L'éclosion de la larve est réalisée que la formation de cet épithélium est à peine ébauchée. On se rappelle qu'**Heymons** n'a pu suivre cette formation parce qu'elle a lieu surtout chez la jeune larve.

Il est donc évident que, chez les Thysanoures, les cellules endodermiques remplissent deux fonctions : 1° elles digèrent le vitellus nutritif; 2° elles forment l'épithélium de l'intestin moyen. Mais la première fonction fait tort, pour ainsi dire, à la seconde, car il n'est pas normal que les cellules endodermiques se disposent en épithélium du mésentéron, seulement après l'éclosion de la larve. Du reste, la fonction de digestion n'est que *secondaire* par rapport à la première, qui est certainement *primordiale*, puisque l'accumulation du vitellus nutritif dans un œuf est un phénomène secondaire. D'ailleurs, cette fonction secondaire des cellules endodermiques n'est pas localisée au groupe des Insectes; *elle est même absolument générale. Dans*

tous les groupes, on voit chez certaines espèces, dès le début de la segmentation quelquefois, les cellules endodermiques se charger tout particulièrement des granulations deutolécithiques contenues dans l'œuf, et digérer ensuite peu à peu ce vitellus nutritif, tout en remplissant leur rôle principal et primordial dans la formation de l'embryon [1].

La seule particularité à relever chez les Insectes est que les cellules endodermiques sont réparties entre les globules vitellins au lieu de les renfermer elles-mêmes. Mais c'est là une différence secondaire, liée à la structure de l'œuf et à la manière dont s'est faite la segmentation.

Chez les Libellulides, les cellules endodermiques remplissent bien probablement leurs deux fonctions comme chez les Thysanoures. Mais les documents à ce sujet font absolument défaut, **Heymons** n'ayant pas encore publié le détail de ses recherches.

2° Insectes élevés en organisation.

Chez les Insectes autres que les Thysanoures et les Libellulides, les cellules endodermiques remplissent encore leur rôle digestif vis-à-vis du vitellus nutritif. Mais elles n'ont plus que cette fonction et ne sont pas employées à former l'épithélium du mésentéron. La fonction primordiale de l'endoderme, qui déjà chez les Thysanoures tendait à disparaître, puisqu'elle ne se faisait plus que tardivement, dans des conditions qu'on a le droit de considérer comme anormales, ne se manifeste plus du tout ici.

Le rôle des cellules endodermiques est alors limité à la période embryonnaire. Ces cellules doivent donc disparaître bientôt après leur formation. Aussi, quelques-unes commencent-elles à dégénérer avant que la segmentation soit terminée. Celles qui conservent leur activité se multiplient par division directe, ce qui est déjà un indice de prochaine dégénérescence. Au fur et à mesure que la digestion du vitellus progresse, de nouvelles cellules dégénèrent, et, avant la fin du développement em-

1. Dans ce cas aussi, l'évolution de l'endoderme se trouve retardée par la présence du vitellus nutritif dans ses cellules. On constate, en effet, que les cellules ectodermiques évoluent bien plus vite que les cellules endodermiques.

bryonnaire, toutes ou presque toutes sont en voie de disparition.

Mais, d'autre part, le rôle primordial que ne remplissent plus les cellules endodermiques se trouve logiquement dévolu à d'autres éléments. C'est l'ectoderme qui fournit ces éléments. Le mésentéron apparaît alors beaucoup plus tôt que chez les Thysanoures, puisqu'il commence à se développer bien avant l'éclosion de la larve, et qu'il est même complètement constitué au moment où la cavité générale vient seulement de se former. La circonstance défavorable qui résultait, pour les Thysanoures, de ce que l'intestin moyen ne se formait qu'après l'éclosion, ne pouvait être en effet portée à un plus haut degré encore chez les Insectes plus élevés. La substitution de l'ectoderme à l'endoderme a, au contraire, chez ces derniers, fait disparaître la circonstance défavorable en question.

3° Hyménoptères parasites.

Chez les Hyménoptères parasites, le vitellus nutritif faisant à peu près défaut, il ne se produit ordinairement que quelques cellules vitellines. Dans certains cas, même, celles-ci manquent complètement, et alors l'endoderme n'est plus représenté. L'endoderme n'ayant plus ici à remplir de fonction digestive, on peut se demander pourquoi il ne forme pas l'épithélium du mésentéron. La raison pour laquelle, chez les Insectes élevés, l'endoderme ne forme pas cet épithélium n'existant plus, en effet, l'anomalie qui se produit chez eux ne devrait plus exister. Mais il faut remarquer que, chez les Hyménoptères parasites, le vitellus nutritif n'a dû disparaître de l'œuf qu'après l'adaptation de ces animaux à la vie parasitaire. L'œuf, trouvant les matériaux nutritifs dont il a besoin pour donner naissance à un embryon dans le milieu même où il se développe, a perdu son vitellus nutritif devenu inutile. Les Hyménoptères parasites sont donc dérivés d'ancêtres chez lesquels l'épithélium de l'intestin moyen se formait comme chez les autres Insectes élevés, c'est-à-dire aux dépens de l'ectoderme. Chez ces ancêtres, les cellules endodermiques n'avaient déjà plus pour rôle que de digérer le vitellus nutritif de l'œuf. Lorsque ce vitellus disparut ensuite, les cellules endodermiques devinrent à leur tour inu-

tiles et disparurent. Quant à l'épithélium de l'intestin moyen, il continua à se constituer en dehors des cellules endodermiques. On peut donc dire que, chez les Hyménoptères parasites, deux causes ont agi successivement pour amener la suppression de l'endoderme :

1° L'adaptation des cellules endodermiques au rôle exclusif de digestion du vitellus nutritif;

2° La disparition du vitellus nutritif qui a entraîné logiquement la disparition des cellules chargées de le digérer.

d. — Considérations générales sur les feuillets germinatifs des Métazoaires.

De l'anomalie présentée par l'évolution de l'endoderme des Insectes il ne faut pas conclure que, chez ces derniers animaux, les feuillets embryonnaires primaires (ectoderme et endoderme) ne sont pas homologues chez tous les types de la classe. On doit seulement dire que le mésentéron n'est pas homologue de lui-même, selon qu'on le considère chez les Insectes élevés d'une part, et chez les Thysanoures d'autre part.

Si l'on envisage ce fait au point de vue de l'embryologie générale, on doit poser en principe, contrairement à ce qui est généralement admis, que le feuillet endodermique ne donne pas toujours naissance à l'épithélium de l'intestin moyen. Mais, résulte-t-il de là que les feuillets germinatifs doivent être seulement considérés comme des amas de cellules indifférentes, se formant et évoluant simplement sous l'action des forces physiques qui agissent sur ces cellules, et que l'homologie admise des feuillets germinatifs des Métazoaires soit une simple conception de l'esprit, sans aucune signification phylogénique? Si l'anomalie présentée par le groupe des Insectes se retrouvait dans les autres groupes d'animaux et *indifféremment chez les types à embryogénie explicite et chez les types à embryogénie condensée*, on pourrait certes le soutenir. Mais il n'en est pas ainsi : cette anomalie, à supposer même qu'elle se retrouve dans d'autres groupes que celui des Insectes, ne peut exister que chez des types placés *au sommet* de ces groupes, alors que la grande

abondance de vitellus nutritif a pu modifier profondément la marche primordiale du développement. Ainsi, dans le groupe des Arthropodes, l'endoderme paraît bien donner, chez tous les types à embryogénie explicite, l'épithélium du mésentéron. Chez les Myriapodes eux-mêmes, qui sont cependant des animaux terrestres, les cellules endodermiques forment également cet épithélium. On peut donc dire que, chez les Arthropodes eux-mêmes, l'endoderme a une évolution anormale seulement chez les types les plus élevés du groupe et même pas chez tous. On peut aussi logiquement admettre qu'il n'en peut pas être autrement dans les autres groupes naturels.

Bien plus, la grande accumulation du vitellus nutritif dans l'œuf ne semble produire qu'exceptionnellement une anomalie dans l'évolution de l'endoderme, et cette anomalie n'existe sans doute que dans le cas où le vitellus formatif reste plus ou moins mélangé avec le vitellus nutritif. Ainsi, dans les œufs amictolécithes, où la quantité de deutolécithe est énorme, l'endoderme se développe, à la suite de la segmentation discoïdale, tout autour du vitellus nutritif, de façon à l'entourer peu à peu. La cavité digestive se trouve ainsi constituée dès le début, avant la digestion du vitellus nutritif, et elle reste l'intestin moyen définitif. Ce procédé est tout à fait différent de celui qui a lieu, par exemple, chez les Thysanoures, où les cellules endodermiques digèrent le vitellus nutritif avant de se disposer en épithélium pour constituer l'intestin moyen. On peut donc, au sujet de l'évolution de l'endoderme, poser les principes suivants :

1° Dans tous les groupes animaux, l'endoderme donne généralement naissance à l'épithélium de l'intestin moyen.

2° Lorsque le vitellus nutritif manque, ou n'est pas très abondant, la règle énoncée ci-dessus est toujours rigoureusement appliquée, à moins que la disparition du vitellus nutritif soit un phénomène secondairement produit par suite de viviparité ou de parasitisme.

3° Lorsque le vitellus nutritif est très abondant, l'épithélium de l'intestin moyen peut *parfois* dériver de l'ectoderme, mais souvent encore il dérive de l'endoderme.

4° Lorsque le vitellus nutritif manque par suite de viviparité

ou de parasitisme, l'intestin moyen se produit comme si le vitellus n'était pas disparu, c'est-à-dire comme chez les espèces normales voisines des formes vivipares ou parasites. Si, chez ces espèces normales, l'endoderme est uniquement employé à la digestion du vitellus nutritif, il peut disparaître plus ou moins complètement chez les formes vivipares ou parasites, en même temps que le vitellus nutritif lui-même.

5° Lorsque l'endoderme ne prend pas part à la formation du mésentéron, l'épithélium du tube digestif tout entier est d'origine ectodermique.

Le fait de la disparition complète de l'endoderme, qui existe chez les Hyménoptères parasites, ayant pu se produire chez les ancêtres des animaux actuels, tout aussi bien que chez ces derniers, il y a lieu de se demander si l'endoderme représente bien un feuillet resté homologue de lui-même, depuis la souche commune d'où sont partis les différents groupes des Métazoaires actuels. En outre, on doit se demander si un groupe ancestral, à développement aussi anormal que celui des Insectes actuels par exemple, a pu donner naissance à des formes chez lesquelles l'endoderme pourrait avoir repris sa fonction normale, c'est-à-dire donner naissance à l'épithélium du mésentéron. Le principe de l'homologie des feuillets germinatifs des Métazoaires est intimement lié, comme on le conçoit bien, à ces deux questions elles-mêmes. Si en effet, à un moment donné, il a pu exister parmi les ancêtres des animaux actuels des types où l'évolution des feuillets germinatifs subissait des modifications aussi profondes que celles que nous offrent les Insectes actuels, le principe en question ne saurait être admis, ou tout au moins avoir une importance quelconque pour déterminer la signification des organes.

Or, si l'on cherche à se rendre compte comment les différents groupes animaux ont pu prendre naissance et dériver de leurs formes ancestrales, il est facile de voir que les divers points de départ des grands groupes actuels correspondent toujours à des formes simples chez lesquelles les modifications offertes par le développement des Insectes actuels n'avaient pu se produire. Jamais, en effet, des *sommets de groupes* ne sauraient donner, ni avoir donné naissance à un grand groupe nouveau se diffé-

renciant dans un sens différent du sien. Pour se faire une idée du point de départ de chacun des embranchements actuels, il faut s'adresser aux formes pélagiques de chacun de ces embranchements. Or, le développement de ces formes, qui se fait suivant le mode explicite, accuse toujours une parenté évidente de ces espèces, et par suite des embranchements auxquels elles appartiennent, avec des types ancestraux à structure très simple. Si nous prenons, par exemple, le groupe des Arthropodes, nous devons rechercher ses types ancestraux en étudiant le développement des Crustacés marins ayant conservé un développement explicite. Nous trouvons alors chez ces derniers une forme larvaire, le Nauplius, dont les affinités avec la larve Trochosphère sont évidentes. Nous pouvons donc en conclure que le groupe des Arthropodes est dérivé de formes simples, dont la structure était voisine de celle de la larve Trochosphère.

La recherche des types ancestraux des autres embranchements aboutit à des conclusions analogues. On conçoit d'ailleurs facilement que des formes très différenciées et astreintes par suite à des conditions très étroites d'existence, aient été condamnées à évoluer toujours dans le même sens, et à disparaître plutôt qu'à pouvoir se modifier profondément pour donner naissance à des groupes nouveaux évoluant dans des directions très différentes.

Il est donc permis de conclure :

1° Que tous les groupes naturels actuels sont dérivés de formes ancestrales chez lesquelles l'évolution des feuillets germinatifs, particulièrement de l'endoderme, se faisait normalement, c'est-à-dire comme chez toutes les formes à embryogénie explicite des groupes actuels.

2° Que les feuillets germinatifs primaires (ectoderme et endoderme) se correspondent rigoureusement chez les formes ancestrales des groupes actuels et chez ces groupes eux-mêmes.

3° Que l'anomalie offerte par l'évolution des feuillets germinatifs primaires des Insectes, bien que pouvant se retrouver *peut-être* chez certaines formes appartenant à des *sommets* d'autres groupes naturels, n'altère en rien le principe de l'homologie des feuillets germinatifs primaires des différents Métazoaires.

Comme on le voit, l'exemple des Insectes montre qu'il faut

bien se garder d'établir les lois générales de l'embryologie en considérant exclusivement ce qui se passe chez les formes placées au sommet des divers groupes naturels. Certes, le développement de ces formes peut présenter des faits intéressants et utiles à connaître, mais il ne faut jamais oublier que la richesse de l'œuf en vitellus nutritif l'a profondément modifié; il faut donc, avant tout, éviter d'ériger en principes généraux les particularités qu'il peut offrir.

CONCLUSIONS

Les faits signalés dans ce travail se rapportent aux feuillets germinatifs de quelques Chrysomélides, particulièrement du *Clytra læviuscula* Ratzb. Mais si j'ai étudié les phénomènes du développement chez un nombre restreint d'espèces, j'ai dû, en réalité, avoir continuellement en vue le groupe des Hexapodes tout entier. Les conclusions que j'ai tirées de mes observations sur les Chrysomélides, s'appliquent donc, pour la plupart, à toute la classe des Insectes.

Ayant déjà, à la fin de presque tous les chapitres qui composent mon mémoire, fait des remarques générales sur la matière qui est traitée dans chacun de ces chapitres, je me bornerai à énumérer ici quelques-uns des principaux résultats auxquels je suis arrivé.

1° Chez les six espèces dont j'ai examiné le développement, il se produit une *segmentation intravitelline*. De véritables cellules se forment dans l'intérieur de l'œuf, indépendamment de la masse de ce dernier qui reste passive pendant la segmentation. Le noyau de segmentation, entouré d'une certaine quantité de protoplasma spécial, joue le rôle de première cellule de segmentation.

Les cellules de segmentation possèdent une figure achromatique typique où j'ai pu déceler (chez l'*Agelastica alni*) la présence des sphères attractives.

La division de ces cellules se fait suivant le mode *indirect*; elle peut être normale ou anormale (*Clytra*).

Les cellules sexuelles apparaissent (sauf le cas de l'*Agelastica alni*, que je dois réserver faute d'observations suffisantes) au pôle postérieur de l'œuf, pendant la segmentation.

A la fin de la segmentation, l'ectoderme et l'endoderme se trouvent constitués, de sorte que cette fin de la segmentation correspond au stade *gastrula*. Chez quelques Insectes, elle correspond seulement au stade *blastula*.

2° Le mésoderme se forme aux dépens de l'ectoderme, soit par invagination, soit par des procédés dérivés du procédé d'invagination. Il ne se produit jamais de mésendoderme, ni de gastrula par invagination.

3° L'endoderme subit une évolution anormale par suite de son adaptation étroite et exclusive à la digestion du vitellus nutritif. Les cellules qui le forment dégénèrent en outre progressivement et disparaissent peu à peu pendant le développement embryonnaire.

4° L'ectoderme, par suite de l'évolution anormale de l'endoderme, donne naissance à l'épithélium du tube digestif tout entier.

5° Chez les types inférieurs, tels que les Thysanoures, l'endoderme conserve sa fonction normale, qui est de donner l'épithélium du mésentéron. Chez certains types spéciaux, tels que les Hyménoptères parasites, l'endoderme semble pouvoir manquer totalement et être disparu en même temps que le vitellus nutritif de l'œuf.

6° L'anomalie de l'évolution des feuillets germinatifs des Insectes ne diminue pas, en réalité, l'importance que l'on attache d'ordinaire aux feuillets germinatifs pour la détermination de l'homologie des organes, ni ne détruit pas le principe de l'homologie des feuillets germinatifs des Métazoaires. Une telle anomalie ne peut exister, en effet, que dans les *sommets de groupes*, puisqu'elle est liée à l'existence d'une grande abondance de vitellus nutritif. Elle n'a pu exister chez les ancêtres directs des grands groupes actuels qui, tous, sont dérivés de formes peu différenciées chez lesquelles les feuillets germinatifs n'avaient pu acquérir secondairement une évolution aussi anormale que celle des Insectes actuels.

7° L'exemple des Insectes est une preuve frappante du principe d'après lequel on doit éviter d'établir les lois générales de l'embryogénie au moyen des faits offerts par les types à développement condensé, mais au contraire déduire ces lois des phénomènes que l'on observe chez les espèces où l'absence de vitellus nutritif a laissé persister un développement explicite.

Bibliographie.

Liste des principaux travaux mentionnés dans le présent mémoire.

Balbiani (85). — Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. *Recueil zool. suisse.* T. II, 1885.

Balfour (80). — Traité d'Embryologie comparée (Édition française. 1883).

Blochmann (87). — Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. *Morph. Jahrb.* Bd. XII, 1887.

Bobretzky (78). — Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XXXI, 1878.

Brandt (69). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. *Mém. Acad. St-Pétersb.*, 1869.

Bütschli (78). — Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XXVIII, 1870.

Carrière, J. (90). — Die Entwickelung der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XXXV, 1890.

Claus (86). — Traité de Zoologie, 1886 (Traduction française).

Ganin (70). — Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren und-Lepidopteren-Embryonen. *Mém. Acad. St-Pétersb.* T. XIV, 1870.

Ganin (74). — Sur le feuillet glandulaire intestinal des Arthropodes (en russe), 1874.

Giardina, A. (97). — Primi stadi embrionali della *Mantis religiosa. Monitore zoologico Italiano*, n° 12, 1897.

Graber, V. (88). — Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. Wien, 1888.

Graber, V. (89). — Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden. Wien. 1889.

Grassi (84). — Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. *Atti Accad. Gioenia. scienze nat. Catania.* Vol. XVIII, 1884.

Hallez, P. (86). — Sur la loi de l'orientation de l'embryon chez les Insectes. *Comptes rendus de l'Acad. des sc.* T. CII, 1886.

Hæckel (77). — Studien zur Gastræatheorie. Jena, 1877, et *Jenaische Zeitsch.* Bd. VIII et IX.

Heider (89). — Die Embryonalentwickelung von *Hydrophilus piceus.* Jena, 1889.

Heymons, R. (95). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena, 1895.

Heymons, R. (96). — Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. *Abhandl. Akad. Wiss. Berlin.* 1896.

Heymons. R. (97). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina. Zeitsch. für wiss. Zool.* Bd. LXII, 1897.

Karawaew (94). — Zur embryonalen Entwickelung von *Pyrrhocoris apterus. Nachrichten der naturforsch. Gesellschaft in Kiew.* Bd. XIII, 1894.

Kölliker (42). — Observationes de prima Insectorum genesi. Turin. 1842.

Korotneff (85). — Die Embryologie der *Gryllotalpa. Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XLI, 1885.

Koulaguine (71). — Notice pour servir à l'histoire du développement des Hyménoptères parasites. *Congrès intern. de Zoologie, deuxième session, Moscou*, 1892.

Kowalevsky (71). — Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. *Mém. Acad. Pétersb.*, sér. VII. T. XVI, 1871.

Kowalevsky (86). — Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. *Biol. Centralblatt*. Bd. VI, 1886.

Marchal (97). — Contribution à l'étude du développement embryonnaire des Hyménoptères parasites. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 17 déc. 1897.

Mayer, P. (76). — Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. *Jen. Zeitsch. Naturw.* Bd. XVIII, 1876.

Metschnikoff (66). — Embryologische Studien an Insecten. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XVI, 1866.

Nusbaum, J. (84). — Sur l'histoire du développement des conduits des glandes sexuelles chez les Insectes (en polonais). Lemberg, 1884.

Nusbaum, J. (91). — Sur l'embryologie du *Meloe proscarabœus* (en polonais). Lemberg, 1891.

Petrunkewitsch, Alexandre (98). — Ueber die Entwicklung des Herzens bei *Agelastica alni. Zool. Anzeiger*, n° 552.

Ritter (90). — Die Entwickelung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei *Chironomus. Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. L, 1890.

Robin, Ch. (62). — Mémoire sur la production du blastoderme chez les Articulés. *Journ. de la physiologie de Brown-Sequard*. T. V, 1862.

Roule (94). — L'Embryologie comparée, 1894.

Schmidt, P. (89). — Die Bildung des Blastoderms und des Keimstreifens der Musciden. *Sitzungsber. naturf. Gesellsch. Dorpat*. Bd. VIII, 1889.

Stein (47). — Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. Berlin, 1847.

Tichomiroff (82). — Sur l'histoire du développement du Ver à soie (en russe). Moscou, 1882.

Tichomiroff (90). — Ueber die Entwickelung der *Calandra granaria. Biol. Centralblatt*. Bd. XIX, 1890.

Uzel, H. (97). — Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung der Thysanuren. *Zool. Anzeiger*, n°s 528 et 529, 1897.

Viallanes (90). — Sur quelques points de l'histoire du dével. embr. de la Mante religieuse. *Revue biol. du nord de la France*. T. II, 1890.

Viallanes (91). — Sur quelques points du dév. embr. de la Mante religieuse. *Ann. des sc. nat.* T. XI, 1891.

Vœltzkow (89). — Entwickelung im Ei von *Musca vomitoria. Arbeit. zool.-zoot. Inst. Würzburg*. Bd. IX, 1889.

Vœltzkow (89). — *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwickelung im Ei bei Insecten. *Même recueil que le travail précédent.*

Wheeler (88). — The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata. Journ. of Morphology*. Vol. III, 1889.

Wheeler (91). — Neuroblasts in the Arthropod. Embryo. *Journ. of Morph.* Vol. IV, 1891.

Wheeler (93). — A Contribution to Insect Embryology. *J. of Morph.* Vol. VIII, 1893.

Weismann (63). — Die Entwickelung der Dipteren im Ei. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XIII, 1863.

Will (88). — Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. *Zool. Jahrb. Abth. f. Anatomie und Ontogenie*. Bd. III, 1888.

Witlaczill (84). — Entwickelungsgeschichte der Aphiden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XL, 1884.

Woodworth (89). — Studies on the embryological development of *Euvanessa antiopa*. Cambridge, 1889.

Explication de la planche IX.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'un embryon de *Clytra læviuscula* âgé de douze jours. La coupe n'est pas rigoureusement médiane mais un peu latérale de manière à passer par l'une des rangées de ganglions nerveux. *da*, diaphragme antérieur; *dp*, diaphragme postérieur; *m*, tunique musculaire de l'intestin antérieur; *m'*, tunique musculaire de l'intestin moyen; *m''*, tunique musculaire de l'intestin postérieur; *g*, gésier; *pro*, proctodæum; *cerv*, cerveau. — Grossis. 175.

Fig. 2. — Coupe transversale de la région abdominale d'un embryon de *Clytra læviuscula* âgé de neuf jours. — *cb*, cardioblaste; *m*, éléments musculaires en voie de formation; *ep*, épithélium de l'intestin moyen; *tr*, invagination trachéenne; *tm*, tube de Malpighi; *tmi*, tunique musculaire de l'intestin moyen. — Grossis. 175.

Fig. 3. — Coupe transversale de la région abdominale d'un embryon de *Clytra læviuscula* de près de dix jours. — Les lettres ont la même signification que précédemment.

Fig. 4. — Coupe transversale de la région abdominale d'un embryon de *Clytra læviuscula* ayant un peu plus de dix jours. — *cœ*, cœur; *sp*, éléments du septum péricardique. — Grossis. 175.

Fig. 5. — Coupe longitudinale d'un embryon de *Clytra læviuscula* passant par le stomodæum au moment où celui-ci vient de se former. — *sto*, stomodæum.

Fig. 6. — Coupe longitudinale passant par la valvule cardiaque d'une larve de *Clytra læviuscula* venant d'éclore. — *tm*, tunique musculaire du tube digestif; *gs*, gésier; *te*, tunique épithéliale de l'intestin ; elle est très épaisse au niveau de la valvule cardiaque; *vi*, noyaux des cellules vitellines qui persistent encore après l'éclosion; *cut*, cuticule chitineuse en train de se détacher sur toute la surface interne de l'intestin antérieur.

Fig. 7. — Coupe longitudinale d'un embryon de *Clytra læviuscula* au moment où la bande germinative est constituée. — *ca*, cavité amniotique; *v*, côté ventral; *am*, amnios; *d*, côté dorsal; *p*, pôle postérieur. — Les autres lettres comme précédemment.

Fig. 8. — Coupe transversale d'un embryon de *Clytra læviuscula* âgé de cinq jours et dix-sept heures. La coupe passe par les organes génitaux. — *ep*, épithélium de l'intestin moyen; *my*, tissu mésenchymateux; *sn*, système nerveux; *bd*, bande mésodermique dorsale; *be*, bande mésodermique externe; *bi*, bande mésodermique interne; *bv*, bande mésodermique ventrale; *ap*, appendice thoracique.

Fig. 9. — Coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie (coupe frontale) d'un embryon de *Clytra læviuscula* d'environ cinq jours. — *gc*, ganglion cérébroïde; *sto*, stomodæum; *ep*, épithélium partant des parois du stomodæum et destiné à former l'épithélium de l'intestin moyen.

Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un embryon de *Clytra læviuscula* au moment où le proctodæum envoie des prolongements cellulaires destinés à former l'épithélium de l'intestin moyen. — *pro*, proctodæum ; *ep*, prolongement destiné à former l'épithélium de l'intestin moyen ; *nr*, neuroblastes.

RECHERCHES SUR

LE DÉVELOPPEMENT DU CŒUR

DES PREMIERS VAISSEAUX ET DU SANG

CHEZ LES AMPHIBIENS URODÈLES

(TRITON ALPESTRIS)

Par le Dr A. BRACHET

Assistant à l'Université de Liège.

(*Travail de l'Institut d'anatomie. — Directeur :* Prof. A. SWAEN.)

Planches X, XI et XII.

On a déjà si souvent donné la bibliographie, complète ou peu s'en faut, de la question dont nous allons nous occuper, et classé en diverses catégories, suivant les idées émises, les auteurs qui ont étudié l'origine du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Vertébrés, qu'il paraît inutile de refaire ici ce travail.

Les résultats si contradictoires, fournis par les recherches d'observateurs dont beaucoup sont de grand mérite, loin de devoir décourager ceux que tenterait l'étude de cette partie si compliquée de l'embryologie, doivent au contraire les y encourager.

C'est, en effet, par l'étude approfondie et soigneuse d'un grand nombre de types, pris dans les différentes classes de Vertébrés que l'on arrivera à faire la lumière sur cette question.

On n'a d'ailleurs pas seulement à considérer, dans des recherches sur le développement du premier système vasculaire, le feuillet embryonnaire aux dépens duquel il se développe, mais

il n'échappera à personne que la connaissance exacte du processus de développement, de l'endroit précis du germe où ce développement se fait, de la disposition morphologique primitive, présente, à différents points de vue, une importance considérable.

C'est ainsi qu'un bon nombre de travaux récents ont montré que, chez différents groupes de Vertébrés à œufs méroblastiques (**Rückert** (17) notamment l'a très bien décrit chez les Sélaciens), le développement du cœur et des premiers vaisseaux de l'embryon se fait, non pas par des cellules migratrices, venant des parties éloignées du germe, mais bien *in loco*, par une ébauche située à la place que devra occuper l'organe lorsqu'il sera constitué; en outre, que ce développement se fait indépendamment de celui des éléments figurés du sang (j'entends les cellules rouges ou leurs précurseurs), ou, plus généralement, de celui de la portion de l'appareil vasculaire qui prend naissance dans ce que l'on appelle l'aire vasculaire.

L'appareil circulatoire de l'embryon proprement dit et celui de l'aire vasculaire seraient donc, au début, complètement indépendants, et ne se mettraient que secondairement en continuité.

En outre, dans les premières phases du développement tout au moins, il ne se formerait pas d'éléments figurés du sang dans les vaisseaux du corps de l'embryon, qui ne contiennent qu'un liquide plasmatique; les premières cellules rouges prendraient naissance exclusivement dans l'aire vasculaire, et n'envahiraient que secondairement le cœur et les vaisseaux de l'embryon.

Une exception doit cependant être faite pour les Téléostéens, d'après tous les auteurs qui y ont étudié la question.

Il est évidemment très important de rechercher si quelque chose de semblable se passe chez les Amphibiens.

Götte (5), **Rabl** (15) et **Schwink** (19) l'ont admis. Mais la concordance n'existe plus entre ces auteurs lorsqu'il s'agit d'établir l'origine et le mode de développement de l'ébauche du cœur et de celle des vaisseaux.

Götte, en partie du moins, **Rabl**, **Schwink**, **Houssay** (10), croient bien que ces ébauches sont hypoblastiques, mais leurs

descriptions sont tellement différentes que l'on ne voit guère le moyen de les concilier.

Schwink fait provenir le cœur et les endothéliums vasculaires, chez les Urodèles et les Anoures, de cellules détachées de la surface de l'hypoblaste vitellin, dans une région caudalement située par rapport à celle où se développeront le cœur et les vaisseaux qui y aboutissent. Ces cellules, véritables cellules migratrices, viennent, là où ces organes apparaîtront plus tard, se réunir en amas, entre l'hypoblaste et la splanchnopleure.

L'ébauche du cœur, d'après **Schwink**, serait paire et symétrique dans les premiers stades, formée de deux petits groupes de cellules, un de chaque côté de la ligne médiane, qui se réuniraient rapidement en un seul, impair et médian.

Il faut reconnaître que le travail de **Schwink** manque de précision au sujet du développement du cœur.

Houssay (10) est d'accord avec **Schwink** quant à la duplicité primordiale de l'ébauche cardiaque, et jusqu'à un certain point quant à l'origine des futures cellules endothéliales vasculaires (Gefässzellen de **Rückert** et de **Schwink**).

Mais, à côté de cela, il y a de grandes divergences entre les deux auteurs. **Houssay** décrit un parablaste segmenté, naissant à la surface de l'hypoblaste, après que le mésoblaste s'est isolé.

Ce parablaste ne doit pas être confondu avec le feuillet de même nom, qui fut tant discuté il y a quelques années par **His** (7,8), **Waldeyer** (22), **Kollmann** (11), etc.

Le parablaste de **Houssay** est tout autre chose. Il serait trop long et inutile d'ailleurs d'en donner ici un aperçu.

Il me paraît en effet très probable, en comparant les observations de **Houssay** à celles de **Maurer** (25) sur la genèse du mésenchyne chez les Amphibiens, et à celles que j'exposerai dans ce travail, qu'une bonne partie des éléments parablastiques de **Houssay** ne sont que des cellules du mésenchyme.

Par contre, **Rabl** (15) a très bien vu, chez la Salamandre, l'ébauche du cœur telle qu'elle se présente à certains stades. Plusieurs de mes figures sont absolument comparables à celles de **Rabl**. Seulement, cet auteur n'a pas pu voir avec assez de précision les connexions que présente cette ébauche à ses

extrémités craniale et caudale; il n'a pas vu non plus de stade semblable à mon stade I, que je décrirai plus loin, et qui est certainement intermédiaire entre ses stades 1 et 2.

Par suite de ces lacunes, Rabl s'est tenu sur une prudente réserve, et, tout en considérant comme hautement vraisemblable l'origine hypoblastique de l'endothélium cardiaque, il n'ose cependant être trop affirmatif. Plus tard, dans sa théorie du mésoderme (16), il s'est montré plus réservé encore. En tous cas, il affirme que l'ébauche du cœur, chez la Salamandre, est unique, impaire et médiane. En cela, comme en d'autres points d'ailleurs, il est d'accord avec Götte (5). Rabl (15) s'est aussi occupé du développement de la cavité péricardique et des mésocardes. Ses observations sont fort exactes, et ce que j'en dirai moi-même, dans le cours de ce travail, ne fera guère que les confirmer.

En ce qui concerne le développement du sang chez les Amphibiens urodèles et anoures, la meilleure description, la plus exacte, est celle, récente, de Schwink (19). Il a bien précisé l'endroit où se forment les premières cellules rouges et aboutit à une presque certitude quant à leur origine hypoblastique.

De tout ce que je viens de dire, il résulte que dans une étude sur le sujet qui va nous occuper, on doit, avant tout, se poser les questions suivantes :

De quel feuillet embryonnaire proviennent l'endothélium du cœur et des vaisseaux, d'une part, les cellules rouges du sang d'autre part, et par quel processus se forment-ils?

L'ébauche du cœur est-elle, à son origine, unique, impaire et médiane, comme le croient van Bambeke (1), Götte (5), Œllacher (14), Rabl (15), Salensky (18), *ou bien est-elle double, paire et symétrique, comme l'ont admis récemment* Schwink (19), *et* Houssay (10)?

Le cœur et les premiers vaisseaux qui en partent et qui y aboutissent se développent-ils indépendamment des éléments figurés du sang, ceux-ci prenant naissance dans une région bien déterminée de l'embryon, et sans connexions, au début, avec les ébauches vasculaires proprement dites? ou bien cœur, vaisseaux et cellules sanguines ne sont-ils qu'une seule et unique formation?

Telles sont les questions que je me suis posées, et auxquelles je tenterai de répondre dans les pages qui vont suivre.

Mes recherches ont été faites surtout sur des embryons de *Triton alpestris*; j'ai pu retrouver quelques stades intéressants chez l'Axolotl, mais là, la série des jeunes stades, telle que j'ai pu l'avoir chez le Triton, m'a fait défaut.

Un mot de la technique. Il est certain que nous ne possédons pas encore de fixateur irréprochable pour les jeunes embryons d'Amphibiens.

Dans les premières phases du développement, lorsque toutes les cellules sont bourrées de grains de vitellus, quel que soit le fixateur employé, il est très difficile de voir les limites des cellules, et il n'est même pas toujours aisé de délimiter les feuillets embryonnaires les uns des autres. Je ne considère pas comme les meilleures préparations celles où, par l'action des réactifs, de fortes rétractions se sont produites, et où de larges fentes séparent le mésoblaste de l'hypoblaste ou de l'épiblaste. De telles préparations sont incontestablement très utiles, mais elles doivent être contrôlées par d'autres, où l'on ne voit, entre les feuillets restés en place, qu'une ligne brillante, plus ou moins large. Ces dernières préparations sont plus difficiles à étudier, mais elles sont certainement plus exactes.

Personne ne niera, d'ailleurs, qu'il faut une certaine habitude pour étudier les embryons d'Amphibiens, et en général tous les embryons dont les cellules sont bourrées de grains de vitellus.

Pour en revenir aux fixatifs employés, j'ajouterai que le liquide de Flemming, qui généralement indique si bien les limites cellulaires, et qui rend de si grands services en histologie, m'a paru très défectueux pour les jeunes embryons d'Amphibiens.

Aucune limite cellulaire ne se voit avec ce réactif, et même, bien souvent, on ne peut pas distinguer les feuillets les uns des autres; un autre inconvénient du liquide de Flemming, et non des moindres, est de rendre le vitellus, par conséquent l'embryon, tellement cassant, que non seulement il est très difficile de faire des coupes en série, mais encore qu'il est presque impossible de les étaler convenablement. Aussi l'ai-je complètement abandonné.

Je me suis surtout servi du mélange d'acide chromique et d'acide acétique, recommandé par **O. Hertwig**, et du sublimé acétique. Ce dernier fixateur m'a fourni souvent des préparations d'une netteté remarquable. Il présente cependant les inconvénients des autres réactifs. La plupart de mes embryons ont été débités en coupes transversales.

Quelques-uns l'ont été en coupes sagittales. Mais comme il est très difficile d'obtenir des coupes exactement sagittales, elles sont presque toujours plus ou moins obliques, et peuvent fausser complètement l'interprétation. Ce reproche a beaucoup moins de raisons de s'appliquer aux coupes transversales.

Avant d'aborder la partie descriptive de ce travail, je tiens à remercier mon excellent maître, le professeur **Swaen**, de l'intérêt avec lequel il a suivi mes recherches et des excellents conseils qu'il m'a bien souvent donnés.

Je décrirai, dans les pages qui vont suivre, un certain nombre de stades du développement du *Triton alpestris*, nous permettant d'étudier l'origine et l'évolution de la partie ventrale de l'appareil circulatoire, c'est-à-dire le cœur, les troncs vasculaires qui le prolongent immédiatement et le sang.

Il ne m'a pas été possible jusqu'ici de faire des observations suffisamment nettes sur les toutes premières phases du développement de l'aorte dorsale, des carotides, des veines cardinales et jugulaires; aussi n'en parlerai-je pas pour le moment. Leur étude ne me paraît du reste pas indispensable pour donner une solution aux questions que je me suis posées.

Stade I.

C. Rabl (15), dans son étude sur le développement du cœur chez les Amphibiens, débute par la description d'un stade où il n'y a pas encore, à proprement parler, d'ébauche cardiaque.

Il passe ensuite à un stade beaucoup plus avancé où cette ébauche, de même que celle de la cavité péricardique, a déjà acquis un développement assez notable.

Notre stade I, que nous allons décrire, est intermédiaire aux deux premiers stades de **Rabl**. On y constate en effet la présence d'une formation que l'on doit considérer comme étant la toute

première ébauche du cœur. (Quand nous parlons du cœur, nous entendons exclusivement l'endothélium de l'endocarde, comme quand nous parlons des vaisseaux nous entendons exclusivement l'endothélium vasculaire. Nous tenons à préciser ces termes, une fois pour toutes.)

Les embryons de ce stade mesurent $1^{mm},5$ environ; la vésicule oculaire primaire commence à se montrer comme une simple dilatation du cerveau. Il n'y a encore nulle trace de cristallin.

Les figures 1 à 5 représentent des coupes transversales, à $1/100^{e}$ de millimètre, d'un de ces embryons. Elles sont numérotées en allant dans le sens cranio-caudal.

La coupe représentée fig. 1 est une des dernières passant au niveau de l'ébauche de la bouche définitive. En ce point, l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif, formé de grosses cellules remplies de gros grains vitellins, s'avance ventralement, sur la ligne médiane, sous forme d'un large pont cellulaire, qui vient se fusionner avec l'épiblaste, formé à ce niveau de deux couches cellulaires plus ou moins nettement délimitées, et dont les éléments constitutifs sont, eux aussi, chargés de gros grains vitellins.

Il est à remarquer qu'il n'y a pas seulement contiguïté entre l'épiblaste et le pont hypoblastique médio-ventral, mais, comme la fig. 1 le montre, il y a réellement continuité entre les deux feuillets.

Le mésoblaste, non segmenté dans sa partie ventrale, se présente, sur la fig. 1, sous forme de deux masses cellulaires pleines, situées de chaque côté du pont hypoblastique, qui, uni à l'épiblaste, constitue l'ébauche de la bouche.

Comme toutes les autres cellules de l'embryon, à ce stade, les cellules mésoblastiques sont remplies de gros grains vitellins. Cependant, le mésoblaste se montre nettement séparé de l'épiblaste et de l'hypoblaste soit par une ligne brillante, soit, lorsque les feuillets sont plus ou moins rétractés par l'action des réactifs, par un espace clair plus ou moins large.

Si l'on suit la série des coupes dans le sens cranio-caudal, on constate bientôt que les relations de l'hypoblaste avec l'épiblaste changent. Le pont hypoblastique, qui, sur la fig. 1, est fusionné

Août 1898.

avec la couche profonde de l'épiblaste (ébauche de la bouche définitive), s'en isole; une fine ligne brillante, très nette, s'interpose entre les deux feuillets, indiquant clairement qu'une séparation s'est produite.

Cette disposition est représentée fig. 2 (deux coupes caudalement situées par rapport à celle représentée fig. 1). La ligne de séparation que l'on constate entre l'hypoblaste et l'épiblaste montre que la coupe passe en arrière de l'ébauche de la bouche, et cependant le pont hypoblastique médian et ventral, qui, sur la figure précédente, formait la majeure partie de cette ébauche, se retrouve encore.

La seule différence est que, s'étant séparé de l'épiblaste auquel il est pourtant encore adjacent, il forme maintenant, proéminant sur l'épaisse paroi ventrale du tube digestif, une volumineuse saillie, pleine, arrondie, légèrement renflée à son pourtour ventral, constituée de grosses cellules, remplies de grains vitellins, à noyau bosselé et irrégulier, tout à fait semblables aux cellules hypoblastiques proprement dites qui délimitent le pourtour ventral du tube digestif, et dans lesquelles d'ailleurs elles se continuent sans ligne de démarcation.

Comme aux points plus cranialement situés (fig. 1), le mésoblaste s'arrête de chaque côté de cette saillie et ne s'insinue pas encore entre l'épiblaste et elle.

La coupe fig. 3, suivant immédiatement celle représentée fig. 2, est très intéressante en ce qu'elle nous montre le début d'un processus, qui, en s'accentuant, amènera les dispositions que nous constaterons au stade suivant.

On y voit en effet que la saillie hypoblastique médio-ventrale de la figure précédente montre une tendance à s'isoler de l'hypoblaste qui forme la paroi ventrale du tube digestif. Deux fines lignes brillantes s'engagent, à droite et à gauche, de la surface vers la profondeur, entre la saillie et la paroi digestive ventrale, au point où ces deux formations se continuent entre elles.

La séparation n'est cependant pas complète car les deux lignes brillantes s'arrêtent à une certaine distance de la ligne médiane, laissant, encore là, la saillie ventrale et l'hypoblaste en parfaite continuité.

Cet aspect ne se présente pas sur une grande étendue; dans la seconde coupe plus caudalement située (fig. 4) tout indice de séparation a complètement disparu.

La saillie hypoblastique, devenue un peu moins prononcée, se confond de nouveau, par toute sa surface dorsale, avec l'hypoblaste qui forme la paroi ventrale du tube digestif. Ventralement, elle est encore adjacente à l'épiblaste, et latéralement elle sépare toujours l'une de l'autre les deux masses mésoblastiques droite et gauche.

La disposition redevient très semblable à celle représentée fig. 2, sauf que la saillie hypoblastique ventrale paraît moins proéminente. En réalité, la saillie ne diminue pas de volume; c'est la paroi ventrale du tube digestif qui s'épaissit dans le sens dorso-ventral, se rapproche de l'épiblaste, en déprimant en quelque sorte le mésoblaste et rend par conséquent notre saillie moins accentuée.

Cette disposition s'accentue caudalement, et sur la fig. 5 on peut constater que la saillie hypoblastique médio-ventrale n'existe plus comme telle; l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif s'est épaissi, et surtout la cavité digestive s'est fortement dilatée vers le bas. Il en résulte que la saillie et le reste de l'hypoblaste forment maintenant un tout unique, à pourtour ventral régulier, séparé de l'épiblaste par une très mince couche de cellules mésoblastiques. Là, en effet, le feuillet moyen commence à s'insinuer, sur la ligne médio-ventrale, entre l'épiblaste et l'hypoblaste.

En résumé, à ce stade, nous constatons que le pont hypoblastique, qui, là où il s'unit à l'épiblaste, constitue l'ébauche de la bouche définitive, se prolonge caudalement à ce point, sur l'étendue de six coupes à 1/100e de millimètre, sous forme d'une saillie arrondie, assez volumineuse, formée de grosses cellules chargées de grains de vitellus, proéminant sur la paroi ventrale du tube digestif, avec laquelle elle est en parfaite continuité, séparée au contraire de l'épiblaste par une ligne brillante.

Caudalement, cette saillie se confond par toute sa surface avec l'hypoblaste de la paroi digestive ventrale, et disparaît en tant que partie spécialisée de ce feuillet (comparer fig. 1, 2,

3, 4, 5). A ce stade, les cellules qui la constituent ne se distinguent par aucun caractère appréciable du reste des cellules hypoblastiques de cette région du corps de l'embryon [1].

La suite du développement nous montrera qu'aux dépens de cette saillie hypoblastique pleine se formera l'endothélium endocardiaque. On doit la considérer comme constituant la toute première ébauche du cœur.

Rabl, dans son plus jeune stade, a vu à la place de cette saillie, que nous pourrions appeler saillie cardiaque, une gouttière médio-ventrale formée aux dépens de la cavité intestinale. (Voir fig. 2 de **Rabl**.) Il lui est impossible d'affirmer qu'il existe des relations génétiques entre cette gouttière et l'ébauche du cœur qu'il reconnaît à des stades plus avancés. Toutefois, il considère ces relations comme vraisemblables.

Chez le Triton, au lieu d'une gouttière, nous avons une masse hypoblastique pleine qui commence même, en un point de son étendue, à s'isoler de la paroi ventrale du tube digestif.

A des stades plus jeunes, que nous croyons inutile de décrire en détail et de figurer ici, l'hypoblaste, dans toute la région où se trouvera la saillie cardiaque, se présente à peu près comme il le fait sur notre figure 5, avec ces différences que, d'une part, il n'y a pas de mésoblaste sur la ligne médio-ventrale entre l'épiblaste et lui, et que, d'autre part, la paroi ventrale du tube digestif est beaucoup plus épaisse, la cavité digestive étant au contraire plus réduite; en somme, tel que **Rabl** l'a représenté dans sa fig. 2, abstraction faite de la gouttière médio-ventrale, qui ne me paraît pas exister chez le Triton.

Il est donc hautement probable que ce que nous avons appelé la saillie hypoblastique médio-ventrale ou cardiaque n'est pas due à une invagination de l'hypoblaste, qui est mécaniquement impossible, mais plutôt à ce que, dans une région déterminée, la région cardiaque, un cordon cellulaire plein tend à s'isoler de

1. C'est le Darmentoblast de **Schwink** (19), par opposition au Dotterentoblast du même auteur, qui se présente caudalement à la région que nous venons d'étudier, et qui est constitué par les gros globes vitellins biens connus.

Il faut cependant remarquer que, à des stades aussi jeunes que celui que nous venons de décrire, la distinction entre Darm- et Dotterentoblast est beaucoup moins tranchée qu'elle ne le sera plus tard.

l'hypoblaste et à en devenir indépendant. Le mésoblaste proliférant en outre sur les côtés de ce cordon, on a les dispositions représentées sur nos figures 1, 2, 3, 4.

Ces faits nous font admettre que notre stade I est intermédiaire aux stades 1 et 2 de **Rabl**, tandis que notre stade II, que nous allons décrire dans un instant, correspond au stade 2 de cet auteur.

Je ne veux pas pour le moment entrer dans des discussions ou des comparaisons entre mes observations et celles qui ont été faites le plus récemment sur le même sujet par **Schwink** et **Houssay**. Je me bornerai à dire que je n'ai pas vu de « Gefässzellen », dans le sens que **Schwink** attribue à ce terme, et encore moins d'ébauches parablastiques, telles que **Houssay** les a décrites.

Nous pouvons en tous cas, dès à présent, faire ressortir un résultat important de notre étude.

Si la saillie hypoblastique médio-ventrale est bien l'ébauche du cœur, et cela ressort avec toute évidence des stades ultérieurs du développement, il est incontestable que cette ébauche est, dès sa première apparition, *unique*, *impaire et médiane*.

Son origine, sa constitution, ses rapports avec l'hypoblaste, l'étude des embryons plus jeunes ne permettent pas de la considérer comme résultant du fusionnement, sur la ligne médiane, de deux ébauches latérales primitives. Je me range donc sous ce rapport à l'opinion déjà exprimée par **Götte**, **Oellacher** (14), **van Bambeke** (1), **Rabl** (15), **Salensky** (18), et ne puis admettre la manière de voir émise par **Schwink** et par **Houssay**.

Enfin, j'ajouterai, avant de décrire un stade plus avancé, qu'en aucun endroit, chez les embryons dont nous venons de parler, on ne trouve ni formation d'îlots sanguins, ni formation de vaisseaux. La saillie hypoblastique cardiaque est la seule ébauche vasculaire que l'on constate.

Stade II.

Les embryons de ce stade sont longs de $1^{mm},8$ à $1^{mm},9$; les vésicules oculaires primaires sont nettement indiquées; leur paroi en contact avec l'épiderme commence manifestement à s'épaissir, mais il n'y a encore aucune trace de cristallin.

Ce stade est très semblable au stade 2 de **Rabl**, bien qu'il y ait entre ce que cet auteur a vu de l'ébauche du cœur et ce que j'en ai vu moi-même des différences assez considérables.

En revanche, **Rabl** a très bien décrit la formation de la cavité péricardique et des mésocardes, qui commencent à apparaître. Sur ce point mes observations confirment tout à fait les siennes, ce qui me permettra d'être très bref.

Le stade que nous allons décrire est très intéressant, en ce qu'il montre l'ébauche du cœur bien nette, libre et isolée en partie, se formant aux dépens de la saillie hypoblastique médio-ventrale dont nous avons longuement parlé dans le chapitre précédent.

Les figures 6 à 11 représentent des coupes transversales, très peu distantes les unes des autres, prises sur un embryon de ce stade.

La figure 6 représente une des dernières coupes passant au niveau de l'ébauche de la bouche définitive (comparer avec la fig. 4 de **Rabl**). Cette ébauche, occupant la ligne médio-ventrale, se présente à peu près comme au stade précédent, sous forme d'un large pont de cellules hypoblastiques, volumineuses, chargées de grains vitellins, unissant la paroi ventrale du tube digestif, formée d'éléments cellulaires très semblables, à l'épiderme de l'embryon, qui se montre ici, nettement constitué de deux couches de cellules.

En regard de ce pont hypoblastique buccal on voit la cavité digestive se prolonger sous forme d'une légère gouttière médio-ventrale.

Immédiatement en dehors du point où le pont hypoblastique s'unit à la paroi ventrale du tube digestif, on voit celle-ci, à droite et à gauche, se continuer dans deux autres prolongements plus étroits, qui, se dirigeant presque transversalement en dehors, vont se fusionner avec l'épiblaste. Ce sont les ébauches des premières fentes branchiales; sauf qu'elles sont moins larges, elles sont constituées comme celle de la bouche elle-même.

Entre la bouche définitive et la première fente branchiale, se voit, de chaque côté, une masse mésoblastique pleine, de

forme ovalaire, nettement délimitée de toutes parts : le premier arc branchial ou arc mandibulaire.

Enfin, en dehors des premières fentes branchiales, apparaissent, sur la figure, deux autres masses mésoblastiques, pleines également à ce niveau : le commencement des arcs hyoïdiens.

Les cellules mésoblastiques sont volumineuses, serrées les unes contre les autres, chargées de gros grains de vitellus.

Si l'on suit la série des coupes dans le sens cranio-caudal, à partir du point que nous venons de décrire, on voit, quatre coupes plus loin (fig. 7*b*), que les relations de l'hypoblaste avec l'épiblaste et la disposition du mésoblaste commencent à se modifier.

La cavité digestive est encore largement dilatée, mais la gouttière médio-ventrale qui existait sur la figure précédente, est disparue. En revanche, la paroi ventrale du tube digestif présente une épaisseur un peu plus grande, et de plus elle s'est un peu éloignée de l'épiblaste, c'est-à-dire que la distance entre elle et l'épiblaste, qui forme la paroi ventrale du corps de l'embryon, est devenue un peu plus considérable qu'elle ne l'était sur la coupe fig. 6. Il en résulte que ce que nous avons appelé le pont hypoblastique buccal est plus étendu dans le sens dorso-ventral, tout en conservant avec l'hypoblaste et l'épiblaste les mêmes relations que sur les coupes précédentes (comparer fig. 6 et 7 *b*).

Cependant on constate qu'il commence manifestement à s'étrangler au point où il se continue avec l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif; en outre, au niveau de cet étranglement, on constate la présence de deux légères saillies ou ailerons, un de chaque côté, qui s'engagent par leur extrémité amincie entre les deux arcs mésoblastiques mandibulaire et hyoïdien.

La coupe passe en arrière des premières fentes branchiales, et les ailerons en question ne sont plus que la trace des ponts hypoblastiques qui constituaient ces fentes sur les coupes précédentes.

La comparaison de la fig. 7*a*, intermédiaire aux fig. 6 et 7*b*, avec ces deux dernières figures, fournit mieux qu'une longue description la démonstration de ce que nous venons de dire.

Le fait que, sur la fig. 7*b*, les ébauches des premières fentes

branchiales n'existent plus, a pour résultat d'amener au contact l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien. Ils ne se fusionnent cependant pas, ainsi que j'ai très bien pu le constater; on voit l'arc mandibulaire, fort réduit de volume, occuper une situation médiane et ventrale par rapport à l'arc hyoïdien.

Tous deux sont absolument pleins.

La figure 8 représente la deuxième coupe prise caudalement à celle fig. 7*b*. Il n'y a plus trace d'ébauches de fentes branchiales; d'autre part, ce que nous avons appelé le pont hypoblastique buccal s'est complètement séparé de l'épiblaste auquel il était uni. En outre, deux profondes échancrures latérales le séparent de l'hypoblaste, incomplètement cependant, de sorte qu'il se présente comme un amas plein, arrondi, de cellules hypoblastiques volumineuses, appendu par un court et étroit pédicule à l'hypoblaste qui forme la paroi ventrale du tube digestif, et occupant là, sur la ligne médiane, l'espace compris entre ce dernier feuillet et l'épiblaste.

Le mésoblaste ne s'engage pas encore entre ces organes pour les séparer les uns des autres. Il présente cependant des modifications intéressantes.

Les arcs mandibulaires sont réduits à deux petites masses formées chacune de deux ou trois cellules.

Sur la coupe suivante, ils sont totalement disparus.

Les arcs hyoïdiens, très volumineux, tendent à se rapprocher l'un de l'autre sur la ligne médio-ventrale; ils se montrent creusés d'une cavité assez vaste. Du côté gauche sur la fig. 8, la cavité est unique; à droite, elle est double, duplicité qui n'existe que sur une seule coupe, et qui est due à une simple irrégularité dans le creusement du mésoblaste.

Ces cavités, droite et gauche, sont, ainsi que Rabl l'a décrit, l'extrémité craniale des cavités péricardiques, qui s'est creusée dans le mésoblaste des arcs hyoïdiens. Il serait peut-être plus exact de dire que les cavités des arcs hyoïdiens se continuent caudalement dans les cavités péricardiques.

La figure 9 représente la troisième coupe, dans le sens craniocaudal, après celle que nous venons de décrire.

La saillie hypoblastique médio-ventrale est complètement

séparée de la paroi ventrale du tube digestif. Elle forme maintenant un amas bien délimité de toutes parts, arrondi, plein, formé de cellules hypoblastiques peut-être un peu plus petites que celles qui forment la paroi intestinale.

On peut suivre, sur les coupes comprises entre les fig. 8 et 9, la séparation et l'isolement progressifs qui s'accomplissent entre cet amas (appelons-le l'ébauche du cœur) et l'hypoblaste avec lequel il était en continuité.

Le mésoblaste s'est aussi modifié d'une façon intéressante, bien décrite par **Rabl**.

L'arc mandibulaire est disparu. Les deux cavités péricardiques (voir fig. 8) se sont avancées à la rencontre l'une de l'autre, vers la ligne médiane, entre l'ébauche du cœur et l'épiblaste; là, leurs parois mésoblastiques, les deux péricardes si l'on veut, sont venues au contact et se sont fusionnées, mais les deux cavités péricardiques restent toujours distinctes, paires et symétriques.

L'accolement et le fusionnement des parties médianes des feuillets péricardiques droit et gauche constituent le mésocarde ventral. L'existence même de ce mésocarde est la preuve de la dualité primitive de la cavité péricardique.

Mais si le mésocarde ventral est net, et existera, à partir d'ici jusqu'à l'extrémité caudale de l'ébauche du cœur, il n'y a encore, en aucun point, trace de mésocarde dorsal.

L'ébauche cardiaque existe dans toute son étendue, entre la paroi ventrale du tube digestif et le péricarde viscéral, qui n'est en somme qu'une partie de la splanchnopleure.

La disposition que nous venons de décrire se présente encore sur trois coupes situées caudalement après celle représentée fig. 9.

Sur la quatrième coupe (fig. 10) une modification hautement intéressante se produit.

L'ébauche du cœur, toujours constituée comme précédemment et toujours dans les mêmes rapports avec les cavités péricardiques, se met de nouveau en relation avec l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif. Tandis qu'elle se laisse encore très nettement délimiter du côté du mésoblaste, les cellules qui la constituent se confondent, au contraire, sans ligne de démarcation avec les cellules hypoblastiques.

Cette confusion qui n'est pas encore complète sur la fig. 10, l'est deux coupes plus loin (fig. 11). Après qu'elle s'est produite, au delà par conséquent de la coupe représentée fig. 11, les cavités péricardiques se réduisent assez brusquement et disparaissent; l'hypoblaste vitellin proprement dit vient prendre leur place en refoulant vers le bas le mésoblaste qui se réduit à une très mince couche cellulaire, discontinue en bien des points. Il se produit en somme ce que nous avons constaté à la phase précédente, et que nous avons représenté fig. 5.

Or, à ce stade II déjà, dans cette partie de l'hypoblaste qui fait immédiatement suite à l'ébauche cardiaque, s'engage le diverticule de la cavité intestinale qui constitue, d'après les recherches les plus récentes, la toute première ébauche du foie. Les cellules hypoblastiques qui délimitent ce diverticule, et qui sont encore de grosses cellules vitellines, sont destinées à donner naissance aux cellules hépatiques [**Shore** (20), **Weysse** (23), **Hammar** (6)]. La fig. 12, prise sur un embryon à peine plus avancé que celui que nous venons de décrire, nous montre ce diverticule hépatique, séparé par un étranglement du reste de la cavité intestinale. Nous reviendrons plus loin sur cette figure.

De la description qui précède et de la comparaison de nos stades I et II, il résulte que nous pouvons dès maintenant dire que l'ébauche du cœur se constitue d'un cordon plein de cellules, détaché, sur la ligne médiane, de l'hypoblaste qui forme la paroi ventrale du tube digestif, et encore en continuité directe, cranialement, avec le pont hypoblastique médio-ventral qui, s'unissant à l'épiblaste, forme l'ébauche de la bouche définitive, caudalement, avec les cellules hypoblastiques qui forment la paroi craniale du diverticule hépatique du tube digestif (fig. 6 à 11).

Nous nous croyons donc autorisé à affirmer d'une part que l'ébauche primitive du cœur est unique, d'autre part qu'elle est nettement d'origine hypoblastique, enfin qu'il existe au début deux cavités péricardiques, paires et symétriques.

Plusieurs de nos figures ressemblent fort à celles données par **Rabl** (15) dans son travail sur le développement du cœur chez la Salamandre. **Rabl** n'a cependant pas reconnu les connexions

que présente l'ébauche cardiaque à ses extrémités craniale et caudale, de sorte que, tout en considérant comme très probable l'origine hypoblastique du cœur, il n'ose l'affirmer catégoriquement.

Un fait très intéressant, et aussi très démonstratif pour la thèse que nous défendons, se constate lorsque l'on examine sur des embryons bien fixés et à de forts grossissements le point où, caudalement, l'ébauche du cœur se continue avec l'hypoblaste intestinal.

Je l'ai représenté, fig. 12, 27 et 28, chez un embryon qui me paraît un peu plus âgé que celui qui vient d'être décrit.

Le cœur et les cavités péricardiques, dans toute leur partie moyenne et craniale, répondent complètement à la description que nous avons donnée du stade II.

Les cellules qui constituent l'ébauche cardiaque sont seulement, surtout dans la partie caudale, un peu plus nombreuses et plus petites (fig. 27), à cause de la multiplication sur place des cellules primitives.

On voit très bien sur la fig. 27, qui correspond à peu près au point représenté fig. 10, que l'amas de cellules qui constitue l'ébauche du cœur vient faire corps avec l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif, formé de cellules notablement plus volumineuses. La limite entre les éléments hypoblastiques et les éléments mésoblastiques est très nette.

On remarque encore sur cette figure que les deux cavités péricardiques sont bien nettement séparées, mais, tandis que le feuillet pariétal ou somatique du mésoblaste péricardique est formé d'une seule couche de cellules, assez régulièrement rangées, son feuillet viscéral ou splanchnique est, sur les côtés de l'ébauche du cœur, formé de trois ou quatre assises cellulaires.

Nous trouvons l'explication de l'épaisseur du péricarde viscéral dans la comparaison avec la figure suivante 28, prise deux coupes plus caudalement. Ici, l'hypoblaste s'est largement étalé ventralement et latéralement, refoulant dans le même sens le feuillet viscéral du péricarde. Sur la fig. 27, la coupe entame donc obliquement ce dernier feuillet, au point où il commence à être refoulé. C'est l'obliquité de la coupe qui donne une épaisseur anormale au péricarde viscéral.

Mais ce que l'on constate très nettement sur les fig. 28 et 12, c'est que l'amas plein de cellules qui forme l'ébauche du cœur s'est bifurqué en deux amas un peu plus petits, situés à droite et à gauche de la ligne médiane, très peu écartés l'un de l'autre, et dont les cellules constitutives sont réellement enclavées dans les éléments hypoblastiques proprement dits. En ce point (fig. 12) apparaît le diverticule hépatique du tube digestif, ainsi que je l'ai déjà dit plus haut.

Ces deux petits amas cellulaires (fig. 12, coupe située caudalement par rapport à celle de la fig. 27) sont séparés l'un de l'autre, non par du mésoblaste, mais par une bande hypoblastique médiane. On voit aussi très bien, sur la fig. 28, combien leur délimitation est nette vis-à-vis du mésoblaste, tandis que, je le répète, ils sont réellement enclavés dans les cellules hypoblastiques. Le cordon plein de cellules hypoblastiques qui constitue le cœur est donc bifurqué à son extrémité caudale.

Ces deux branches de bifurcation sont toutefois très courtes à ce stade; elles persistent, en s'écartant progressivement l'une de l'autre, sur quatre coupes. Elles conservent dans toute leur étendue, avec l'hypoblaste, les relations que nous avons signalées. Sur la cinquième coupe, elles ont disparu, et les cellules plus petites qui les constituaient sont remplacées par les grosses cellules hypoblastiques vitellines, qui forment la paroi du diverticule hépatique du tube digestif. Ce n'est donc pas seulement dorsalement et médianement que ces deux traînées cellulaires sont enclavées dans l'hypoblaste, mais encore caudalement.

Quant à l'origine des cellules qui constituent les deux branches de bifurcation de l'ébauche cardiaque, il nous paraît évident qu'elle est la même que celle des cellules de cette dernière, c'est-à-dire qu'elles ne sont que des cellules de l'hypoblaste qui tendent à s'isoler du reste de ce feuillet et se multiplient sur place.

La suite du développement montre que les deux courtes branches de bifurcation du cœur sont les premières ébauches reconnaissables des veines vitellines ou omphalo-mésentériques. Nous pourrions, comme **Rückert** (17), appeler *Gefässzellen* les cellules qui les constituent, de même que celles qui forment

l'ébauche du cœur, attendu qu'elles donneront l'endothélium du cœur et des vaisseaux, et rien de plus. Ces *Gefässzellen* qui se sont développées sur place ne sont, si l'on veut, que des parties différenciées sur place de l'hypoblaste. Tout ce que nous avons vu jusqu'à présent le montre.

L'opinion de **Schwink** (19), qui les considère (chez les Urodèles et les Anoures) comme des cellules migratrices prenant naissance dans les parties caudales de l'hypoblaste (*Dotterentoblast*) et émigrant de là aux endroits où vont se former le cœur et les vaisseaux, est en contradiction avec tout ce que je viens de dire, et je suis convaincu qu'elle est inexacte, tout au moins pour ce qui concerne les premières phases du développement. Au stade qui vient de nous occuper, les ébauches et les cellules vasculaires que j'ai décrites sont les seules que j'ai vues. Les quelques cellules libres que l'on trouve par-ci par-là, mais dans la région dorsale seulement, entre l'hypoblaste et la splanchnopleure, sont des cellules du mésenchyme, telles que les a décrites **Maurer** (25). Leur origine mésoblastique est facile à constater. Ce que je viens de dire à propos de **Schwink** s'applique, à plus forte raison, aux observations de **Houssay** (10), car il me semble bien que la plupart de ses soi-disant cellules parablastiques ne sont que des cellules du mésenchyme.

Stade III.

Ce stade est un peu plus avancé que le précédent. Nous le caractériserons d'un mot par rapport au stade II, en disant qu'ici le cristallin se montre comme un léger épaississement de l'épiderme situé en regard de la vésicule oculaire primaire.

Les connexions que présente l'ébauche du cœur avec celle de la bouche définitive d'une part, avec celle du foie d'autre part, sont si semblables à celles qu'elle présentait au stade précédent chez l'embryon décrit en dernier lieu qu'il me paraît inutile d'insister et de répéter encore cette description.

Cependant, il semble que le cœur, à son extrémité craniale, se bifurque, c'est-à-dire que sur les côtés de la saillie hypoblastique médio-ventrale, qui se trouve immédiatement sur le pro-

longement de la bouche, qui établit si l'on veut le passage entre cette dernière et l'ébauche du cœur proprement dit, on voit, se dirigeant vers les premières fentes branchiales, deux traînées latérales de quelques cellules plus ou moins isolées, que je n'ai pas pu suivre très loin en avant, mais qui, en arrière, se confondent avec les cellules constitutives de l'ébauche cardiaque.

Je pense, et la suite du développement me paraît le confirmer, que ces traînées de cellules représentent l'origine des artères branchiales primaires. S'il en est bien ainsi, à ce stade déjà, le cœur, qui vient de s'ébaucher, est bifurqué à ses deux extrémités, craniale et caudale. Par la première, il se continue dans ce qui deviendra les artères branchiales primaires; par la seconde, il se continue dans ce qui deviendra les veines vitellines ou omphalo-mésentériques.

Il est clair que par l'examen de stades semblables, et sans avoir vu les phases antérieures, on pourrait croire que la partie moyenne, impaire et médiane du cœur, celle dont nous avons donné le mode de développement dans les stades antérieurs (ébauche du cœur proprement dit, du sinus veineux et du bulbe aortique), résulte de la soudure précoce de deux ébauches primitives, paires.

Nous avons vu qu'il n'en est certainement pas ainsi.

La seule modification importante qui se soit produite, à ce stade III, dans cette partie impaire et médiane du cœur, est que, dans la portion moyenne de son étendue seulement, elle s'est creusée d'une cavité nette, future cavité endocardique, délimitée assez régulièrement par une rangée de cellules, irrégulièrement cubiques, volumineuses, chargées de gros grains de vitellus (fig. 14).

Mais le cœur, à son extrémité craniale comme à son extrémité caudale, est encore formé d'une masse pleine de cellules. A plus forte raison n'existe-t-il pas encore de lumière, du moins de lumière nette, dans les ébauches des veines omphalo-mésentériques et dans celles des artères branchiales primaires.

Le processus par lequel le cordon cellulaire plein des stades antérieurs s'est creusé d'une cavité peut se reconnaître dans sa partie craniale et dans sa partie caudale, c'est-à-dire là où

la cavité commence à apparaître et là où elle va se terminer. On constate alors qu'il se produit en ces points une orientation spéciale des cellules de l'ébauche cardiaque; on voit d'abord ces cellules se dissocier, comme si un liquide apparaissait entre elles; puis, là où la cavité est nettement circonscrite, ce liquide s'accumulant au centre, les futures cellules endothéliales cardiaques se rangent à la périphérie en une sorte d'épithélium, encore irrégulier d'ailleurs, formé par places de deux couches de cellules (fig. 13), par places, au contraire, d'une seule couche (fig. 14).

Ces cellules n'ont encore, je l'ai déjà dit, aucunement l'aspect de cellules plates qu'elles auront plus tard et qu'elles acquerront progressivement. Elles sont encore volumineuses, chargées de gros grains de vitellus, à noyau bosselé, irrégulier, déprimé par ces mêmes grains de vitellus. On y rencontre d'assez nombreuses mitoses.

A part le creusement qui commence à s'opérer au sein de l'ébauche du cœur, celle-ci, je le répète, se présente ici avec la même disposition anatomique, les mêmes connexions qu'au stade précédemment décrit. Mais une modification importante, qui apparaît à ce stade, consiste dans les rapports nouveaux qui se sont établis entre le cœur et le mésoblaste qui délimite la cavité péricardique, c'est-à-dire le péricarde.

Nous avons déjà assisté à la formation du mésocarde ventral. Or, actuellement, ce dernier est déjà disparu dans une bonne partie de son étendue, et cette disparition, très précoce, a amené la formation d'une cavité péricardique unique aux dépens des deux cavités symétriques primitives (fig. 14).

En somme, ce sont ces deux cavités péricardiques symétriques, qui, en se fusionnant sur la ligne médio-ventrale, entre le cœur et l'épiblaste, ont amené la disparition du mésocarde ventral qui les séparait l'une de l'autre. De plus, à ce stade, le mésocarde dorsal commence à apparaître. Le feuillet viscéral du mésoblaste péricardique s'est insinué à droite et à gauche, de dehors en dedans, entre la paroi dorsale du cœur et la paroi ventrale du tube digestif. Les deux feuillets, droit et gauche, viennent au contact sur la ligne médiane et là s'accolent

(fig. 14). Cet accolement constitue le mésocarde dorsal. C'est le premier stade où nous voyons du mésoblaste interposé entre l'ébauche du cœur et le tube digestif. Il s'en faut cependant de beaucoup pour que le mésocarde dorsal existe dans toute l'étendue du cœur et de la cavité péricardique. Il n'existe encore que dans une zone très limitée, occupant, dans le sens cranio-caudal, la partie moyenne de la cavité péricardique, sur l'étendue de 5 ou 6 coupes à 1/100 de millimètre (comparer fig. 13 et 14). Cranialement (fig. 13), comme caudalement, à ce point, le mésoblaste ne montre encore qu'une très légère tendance à la formation d'un mésocarde dorsal, et tout à fait caudalement, là où le cœur se continue dans les ébauches des veines omphalo-mésentériques, ses rapports avec le péricarde et avec l'hypoblaste sont exactement les mêmes qu'au stade précédent. Il en est de même à son extrémité toute craniale.

Ce développement progressif des mésocardes, que nous avons si bien pu suivre chez le Triton, nous paraît présenter un certain intérêt.

Il nous montre en tous cas que le cœur ne prend pas naissance au sein du mésoblaste; qu'au contraire ce dernier ne l'entoure que lentement et progressivement, et que cœur et mésoblaste ne présentent dans les jeunes stades que des rapports tout à fait éloignés.

Ce fait est important, car il est clair que, lorsque l'ébauche du cœur se trouve entourée par le mésoblaste péricardique, il peut se présenter des points où il serait difficile d'affirmer l'origine réelle des futures cellules endothéliales du cœur, malgré les relations intimes qu'elles présentent encore avec les éléments de l'hypoblaste. C'est pourquoi nous avons tant insisté sur nos deux premiers stades.

J'ai parlé plus haut de deux traînées de quelques cellules, partant de l'extrémité craniale du cœur, et que je considérais comme représentant l'origine des artères branchiales primaires.

Je dois dire dès maintenant que, chez les Amphibiens, l'étude du développement des artères est beaucoup plus difficile que celle des veines et du cœur, dont les ébauches sont assez volumineuses, formées d'un bon nombre de cellules.

Les artères, au contraire, aussi bien l'aorte dorsale que les artères branchiales, sont d'un calibre très étroit. Avant qu'elles se soient creusées d'une lumière, leur ébauche est constituée par quelques cellules disposées en traînées, qu'il n'est guère possible de poursuivre bien loin et dont l'origine est difficile à établir.

Pour ce qui est des artères branchiales primaires, le fait de leur continuité, dès leur apparition, avec l'ébauche du cœur rend très probable leur provenance hypoblastique; certaines observations dont je parlerai au stade suivant paraissent confirmer cette manière de voir. Mais il n'en est pas moins vrai que, jusqu'à présent, je n'ai pu voir avec précision les premières phases du développement ni de l'aorte dorsale ni des artères branchiales.

Je n'ai notamment pas pu m'assurer, malgré tout mon désir, s'il existe réellement, comme **Houssay** (10) le prétend, une ébauche cardino-aortique destinée à donner par subdivision l'aorte et la veine cardinale.

Stade IV. — *Embryons de 3 mm. à 3 mm., 3.*

Au stade que nous allons décrire, et qui est notablement plus avancé que le précédent, le cœur a déjà acquis un développement assez considérable. Outre qu'il s'est creusé dans toute son étendue, il commence déjà à décrire de légères flexuosités, premier indice de la forme en S qu'il ne tardera pas à présenter.

L'appareil vasculaire artériel, artères branchiales, carotides, une partie de l'aorte dorsale sont nettement ébauchées.

Je laisserai de côté, dans ce travail, tout l'appareil vasculaire dorsal et tout celui de la tête. Cela ne rentre pas spécialement dans le cadre que je me suis tracé, et d'ailleurs mes observations sur ce sujet sont trop incomplètes.

Les veines omphalo-mésentériques ou vitellines qui prolongent l'extrémité caudale du cœur se sont très développées dans le sens cranio-caudal, et se montrent, dans presque toute leur étendue, creusées d'une large lumière. Mais cœur et vaisseaux, aussi bien artériels que veineux, sont absolument

dépourvus de cellules sanguines. Ils sont réduits à une paroi formée d'une assise unique de cellules délimitant une cavité plus ou moins large, contenant un liquide, mais sans aucun élément figuré. Ce fait a déjà été constaté par Götte (5) et presque tous ceux qui l'ont suivi.

Et cependant l'on assiste au développement de ce que l'on peut appeler des îlots sanguins. Mais ces îlots ne présentent encore actuellement aucune connexion avec l'appareil vasculaire proprement dit.

Nous décrirons, comme pour les stades I et II, une série de coupes transversales d'un embryon long de $3^{mm},1$, sériées dans le sens cranio-caudal, à partir de l'ébauche de la bouche définitive.

La coupe représentée fig. 15 est une des dernières passant au niveau de la bouche future. On voit que celle-ci ne présente guère de modifications avec ce qu'elle était aux stades précédents.

Les cellules hypoblastiques de la paroi ventrale du tube digestif et celles de ce que nous avons appelé le pont hypoblastique buccal sont plus petites que chez les embryons plus jeunes, et, bien qu'encore toutes chargées de gros grains vitellins, montrent une tendance bien accusée à se ranger en épithélium.

Au côté droit de la figure se voit la coupe de la première fente branchiale. Intimement appliquée contre elle, entre elle et l'arc mésoblastique qui la sépare de la bouche, se voit une petite cavité, mal délimitée par une ou deux cellules : c'est l'artère branchiale primaire gauche. La fente branchiale n'existe pas encore du côté droit de la figure.

Six coupes situées plus caudalement (fig. 16), le pont hypoblastique buccal s'est détaché de l'épiderme de l'embryon. Une simple fente sépare de l'épiblaste la saillie hypoblastique médio-ventrale que nous avons déjà vue au stade précédent et qui reparaît ici. Le mésoblaste ne s'insinue pas entre les deux.

Sur les côtés de cette saillie hypoblastique médio-ventrale, et au point où elle se continue avec l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif, se trouvent les deux artères branchiales primaires droite et gauche. Toutes deux sont creuses, mais absolument dépourvues de cellules du sang. On dirait, sur certaines

coupes, que leur cavité s'est creusée dans la substance même de l'hypoblaste. En bien des points, en effet, il est impossible de voir, du côté de ce dernier feuillet, une rangée de cellules plus ou moins indépendantes, qui délimite la lumière de l'artère. Il en est tout autrement du côté du mésoblaste, où l'on trouve presque partout une rangée de deux ou trois cellules, se laissant aisément distinguer des cellules mésoblastiques et constituant une véritable paroi artérielle. Ces deux ou trois cellules plus ou moins aplaties, bien qu'encore chargées de grains de vitellus, semblent, dans la majorité des cas, se continuer avec les cellules hypoblastiques voisines. Bien que je n'aie pas pu suivre en détail les phases du développement des artères qui partent du cœur, ces faits me font considérer comme très vraisemblable que ces vaisseaux ont une origine semblable à celle du cœur.

Pour en revenir à la figure 16, on y constate que la première fente branchiale est disparue; la coupe passe donc en arrière d'elle et au niveau des deuxièmes fentes branchiales. Le mésoblaste de l'arc mésoblastique hyoïdien ou plutôt le mésoblaste qui prolonge l'arc hyoïdien s'avance de chaque côté entre la saillie hypoblastique médio-ventrale et l'épiblaste, sans cependant arriver jusqu'à la ligne médiane. Remarquons la présence de mitoses dans la saillie hypoblastique.

Les trois figures suivantes sont très intéressantes (fig. 17, 18 et 19). Elles représentent trois coupes successives à 1/100 de millimètre. La fig. 17 est la troisième coupe après celle fig. 16.

Sur ces trois figures, on constate d'abord que les deux masses mésoblastiques, situées sur les côtés de la saillie hypoblastique médio-ventrale et qui prolongent caudalement l'arc hyoïdien, se rapprochent l'une de l'autre sur la face ventrale de cette saillie, entre elle et l'épiderme (fig. 17), se fusionnent (fig. 18), et que, immédiatement après, la cavité péricardique y apparaît (fig. 19). Ces faits nous sont déjà connus par les stades antérieurs; seulement le mésocarde ventral, si tant est qu'il existe encore, ne se présente plus guère que sur une ou deux coupes, celles qui passent par l'extrémité toute craniale de la cavité péricardique. Dans toute l'étendue du cœur, ce mésocarde est disparu et les

deux cavités péricardiques sont largement fusionnées en une seule (fig. 20 et suivantes).

Mais les modifications qui nous intéressent le plus se passent au niveau de la saillie hypoblastique médio-ventrale et des artères branchiales primaires. Déjà sur la fig. 17, on voit ces deux dernières se rapprocher l'une de l'autre vers la ligne médiane. Elles montrent une tendance manifeste à se réunir et à séparer la saillie hypoblastique de la paroi ventrale du tube digestif. Les cellules qui délimitent leur lumière, cellules les unes aplaties, les autres, la plupart, irrégulièrement cubiques, mais toutes chargées de grains de vitellus, ne paraissent manifestement se continuer en dedans avec les éléments hypoblastiques, dont elles semblent s'être détachées.

Sur la coupe suivante, fig. 18, le mésoblaste s'est insinué entre la saillie médio-ventrale, ou plutôt ce qui la représente encore, et l'épiderme, mais au lieu de la saillie hypoblastique arrondie, pleine, compacte, des figures précédentes, on voit un certain nombre de cellules plus ou moins isolées, plus ou moins libres, délimitant encore, bien que d'une façon peu nette, les cavités des deux artères branchiales.

J'insiste sur le fait que les fig. 17, 18 et 19 représentent trois coupes successives à 1/100 de millimètre.

Il paraît évident que les cellules qui circonscrivent encore vaguement les deux cavités vasculaires (fig. 18) proviennent d'une sorte de dissociation des éléments de la saillie hypoblastique médio-ventrale, qui se sont en même temps séparés de l'hypoblaste de la paroi ventrale du tube digestif, mais sans interposition du mésoblaste.

Sur la coupe suivante (fig. 19), les cellules en question sont assez régulièrement rangées en épithélium de façon à délimiter une cavité unique. Cette disposition est beaucoup plus nette deux coupes plus loin (fig. 20). Cette cavité unique, avec les cellules qui la circonscrivent, ce tube à paroi formée d'une seule rangée de cellules, proéminant dans la cavité péricardique, est évidemment, d'après tout ce que nous avons décrit jusqu'ici, l'extrémité craniale du cœur, l'ébauche, si l'on veut, du bulbe aortique. Le cordon cellulaire plein du stade II, creusé seule-

ment dans sa partie moyenne au stade III, s'est creusé aussi à son extrémité craniale au stade IV. La comparaison des figures ne permet aucun doute.

Sur la fig. 20, on voit la cavité péricardique unique avec son feuillet pariétal et son feuillet viscéral. Il n'y a plus de mésocarde ventral, et le mésocarde dorsal n'existe pas encore; le cœur est en contact intime avec la paroi ventrale du tube digestif (comparer fig. 20 et fig. 13).

Le mésocarde dorsal n'apparaît que deux coupes situées plus caudalement (fig. 21). Nous avons exposé au stade précédent sa constitution, sa situation, son mode de développement; nous n'y reviendrons pas.

Il résulte de l'étude que nous venons de faire de la partie toute craniale du cœur qu'à ce stade déjà relativement avancé elle est encore en rapport intime avec la paroi ventrale du tube digestif, et surtout avec la courte saillie hypoblastique située sur le prolongement immédiat de l'ébauche de la bouche; et de plus, que si le mésocarde dorsal s'est bien étendu dans le sens caudo-cranial, il est encore loin d'avoir séparé le cœur dans toute son étendue de l'hypoblaste qui lui a donné naissance.

La question de savoir si les cellules de la saillie hypoblastique buccale qui paraissent se continuer avec les cellules de l'endothélium cardiaque prolifèrent encore et fournissent de nouvelles cellules endothéliales à ce stade, ou si l'endothélium de l'extrémité craniale du bulbe aortique vient simplement tapisser la face caudale de la saillie, est évidemment très difficile à trancher. La présence de mitoses dans cette saillie tend à faire admettre la première manière de voir. Elle n'exclut d'ailleurs nullement la seconde.

Sur les coupes suivant (dans le sens cranio-caudal) celles que nous venons de décrire, nous voyons d'abord le cœur, tout en conservant les caractères d'un simple tube à large lumière, à paroi constituée d'une couche de cellules encore assez volumineuses, irrégulièrement cubiques, chargées de gros grains vitellins, lâchement unies entre elles, souvent en mitoses, on voit, dis-je, le cœur se séparer de la paroi ventrale du tube digestif par suite de l'insinuation du péricarde viscéral entre

les deux organes; en d'autres termes, par suite de l'apparition du mésocarde dorsal (fig. 21). Deux coupes plus loin (fig. 22), on le voit s'étaler considérablement vers la gauche, et cela très brusquement. Cette partie dilatée à gauche forme même de ce côté un petit cul-de-sac dirigé en avant (comparer fig. 21 et 22). C'est là la première apparition des inflexions que va subir l'ébauche cardiaque rectiligne des stades précédents.

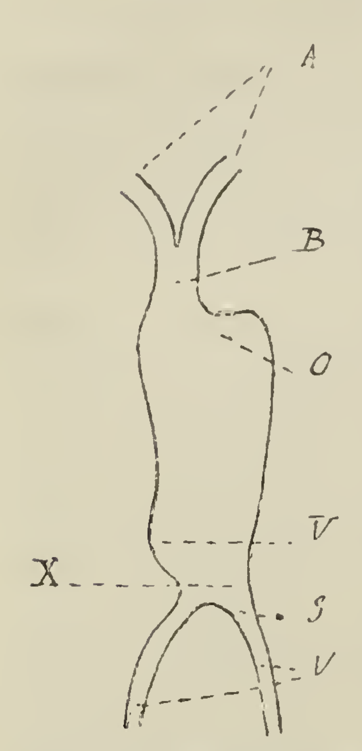


Figure schématique de la forme générale du cœur chez l'embryon de Triton. — *A*, artères branchiales primaires; *B*, bulbe aortique; *O*, future oreillette; *S*, sinus veineux; *V*, futur ventricule; *v*, veines omphalo-mésentériques.

L'ensemble des coupes montre, en effet, qu'il commence à prendre sa forme en S qu'il acquerra bientôt, et le point où se produit la dilatation que nous venons de signaler correspond à celui où le bulbe aortique se continue dans le cœur proprement dit.

La figure schématique ci-contre montre la forme générale du cœur et des vaisseaux qui en partent et y aboutissent à ce stade. On peut y reconnaître, bien qu'à peine ébauchées, les différentes parties du cœur complètement développé : le bulbe aortique, les portions ventriculaire et auriculaire, le sinus veineux.

Le cœur présente en somme une légère inflexion craniale, dirigée vers la gauche, et une autre caudale, moins accusée encore, dirigée vers la droite.

Cette forme générale de l'ébauche cardiaque au stade qui nous occupe étant bien établie, si nous reprenons l'étude des coupes transversales, nous constatons qu'au point où le bulbe aortique, se dilatant brusquement, se continue dans le cœur proprement dit, le mésocarde dorsal occupe la partie droite du cœur, celle qui prolonge directement le bulbe aortique. Toute la partie gauche, tapissée par le péricarde viscéral, fait fortement saillie dans la cavité péricardique (comparer fig. 20, 21, 22). Partout, même dans les points où l'ébauche du cœur, largement dilatée, est entourée de toutes parts par le mésoblaste, on voit les cellules de l'endothélium cardiaque très nettement séparées des cellules mésoblastiques du péricarde

viscéral, dont l'aspect histologique est cependant très sensiblement le même.

Jamais je n'ai vu de mitose dont l'axe de division pourrait faire admettre une participation quelconque du mésoblaste à la formation ou à l'accroissement de l'endothélium cardiaque. Ce dernier s'accroît par multiplication sur place des cellules préexistantes (fig. 22).

La disposition générale, représentée fig. 22, persiste sur quatre coupes successives, ce qui nous amène au voisinage de l'extrémité caudale du cœur. Là on voit (fig. 23) le mésocarde dorsal s'épaissir dans le sens transversal, et cela parce que le feuillet péricardique qui recouvre la face dorsale de la portion gauche du cœur, celle qui fait saillie dans la cavité péricardique, vient se fusionner au mésocarde dorsal et au feuillet du péricarde qui tapisse la paroi ventrale du tube digestif (comparer fig. 22 et 23). Cet aspect ne se présente pas sur une grande étendue, car, trois coupes situées plus caudalement (fig. 24), ce large mésocarde dorsal est disparu, et l'extrémité caudale du tube endothélial cardiaque se met de nouveau en rapport direct avec la paroi ventrale du tube digestif, sans qu'il n'y ait plus trace de mésoblaste interposé entre les deux.

Nous retrouvons donc ici encore la disposition décrite au stade précédent, mais le cœur s'est creusé dans toute son étendue, s'est un peu allongé et incurvé, s'est surtout dilaté. Malgré toutes ces modifications, il conserve toujours à ses extrémités craniale et caudale des relations intimes avec l'hypoblaste.

A l'endroit représenté figure 24, qui correspond au point désigné par X (figure schématique dans le texte), donc à ce qui deviendra le sinus veineux, les cellules de l'endothélium cardiaque continuent à se laisser délimiter facilement de celles du mésoblaste péricardique, tandis que leur délimitation vis-à-vis des éléments de l'hypoblaste intestinal devient à peu près impossible; même, de ce côté, la couche des cellules cardiaques, qui tapissent l'hypoblaste en se confondant insensiblement avec lui, devient en certains points discontinue, laissant ainsi par places l'hypoblaste délimiter lui-même la cavité vasculaire.

Si l'on compare la fig. 24 à la fig. 27 du stade II, on cons-

tate que les deux stades diffèrent surtout par un point essentiel, c'est que l'amas plein de cellules du stade II s'est creusé d'une large cavité.

Or le point représenté sur la fig. 24 correspond à peu près à celui où la cavité digestive envoie dans la partie ventrale de la masse des cellules hypoblastiques son diverticule hépatique.

En effet, quelques coupes situées caudalement à celle représentée fig. 24, au lieu d'une large cavité vasculaire unique, on en trouve deux, l'une droite et l'autre gauche, séparées l'une de l'autre non pas par du mésoblaste, mais bien par l'hypoblaste (fig. 25), qui forme les parois craniale et ventrale de ce diverticule hépatique.

A partir du point représenté fig. 24, la cavité péricardique se réduit rapidement, se ferme, et c'est l'hypoblaste qui entoure le diverticule hépatique de la cavité digestive qui vient en occuper la place. Le mésoblaste se réduit à une très mince couche entre l'épiblaste et cette masse de cellules hypoblastiques dont les caractères vitellins sont à peine modifiés, et même, dans les parties caudales de l'ébauche du foie, et au delà de cette ébauche, toute la face médio-ventrale de l'hypoblaste est en contact avec l'épiblaste, et c'est à peine si par-ci par-là on peut reconnaître la présence d'une cellule mésoblastique entre les deux feuillets (comparer fig. 24, 25, 26).

Nous disions plus haut que le cœur, à son extrémité caudale, se bifurque et se continue dans deux veines assez larges, droite et gauche, les veines omphalo-mésentériques ou vitellines, dont nous avions reconnu les ébauches aux stades précédents, sous forme de deux amas pleins de cellules un peu plus petites que les cellules hypoblastiques voisines et provenant, selon toute vraisemblance, de la multiplication sur place de ces dernières. Actuellement les veines vitellines sont creusées d'une large cavité qui va en se réduisant caudalement; elles se sont fort étendues dans le sens cranio-caudal (au stade précédent leur ébauche n'existait que sur quelques coupes), et elles longent, dans leur trajet, les parois latérales de la portion ventrale de la masse hypoblastique, dans laquelle s'est creusé le diverticule

hépatique (fig. 25). Elles sont là beaucoup plus rapprochées de la paroi ventrale que de la paroi dorsale du corps.

On peut les suivre sur une assez grande étendue, jusqu'un peu au delà du point où le diverticule hépatique de la cavité digestive s'est terminé en cul-de-sac; et là elles m'ont paru se terminer en se bifurquant chacune en deux branches très courtes, l'une dorsalement dirigée, l'autre ventralement. Il ne m'a pas été possible, en tous cas, de les suivre plus loin.

Dans tout leur trajet, ces veines se trouvent comprises entre le mésoblaste splanchnique et l'hypoblaste, celui-ci étant ici constitué de cellules volumineuses, et formant une transition progressive entre le Darmentoblast et le Dotterentoblast tels que les entend Schwink. Mais, ainsi qu'on peut le constater par l'examen des fig. 25 et 26, leur lumière semble s'être creusée dans l'épaisseur même de l'hypoblaste; par places, au voisinage immédiat de l'extrémité caudale du cœur (futur sinus veineux) on les voit faire une saillie plus ou moins forte, et refouler plus ou moins le mésoblaste dans ce qui reste de la cavité péricardique; mais plus caudalement, là où cette dernière est disparue, elles semblent n'être que des lacunes délimitées par des cellules hypoblastiques plus petites que les autres (fig. 25).

Un second fait important est que ce que nous avons dit, en décrivant l'extrémité caudale du cœur ou sinus veineux, s'applique aussi aux veines vitellines. Leur paroi externe est tapissée par le mésoblaste, mais presque partout on voit que la paroi endothéliale vasculaire, formée ici aussi, comme pour le cœur, par des cellules volumineuses, irrégulièrement cubiques, chargées de gros grains vitellins, se laisse facilement délimiter du mésoblaste qui la double extérieurement, tandis que du côté de l'hypoblaste, dans la grande majorité des points, une telle délimitation est impossible.

La fig. 30, dessinée à un assez fort grossissement, est très démonstrative à ce sujet. On a ici encore l'impression nette que l'endothélium vasculaire est constitué en quelque sorte par des éléments détachés de l'hypoblaste, plus petits que les cellules hypoblastiques ordinaires, et tendant à se ranger en couche continue autour d'une cavité centrale.

En d'autres points (fig. 25 et 26), les veines sont délimitées du côté du mésoblaste par une couche de cellules telles que nous venons de les décrire, tandis que du côté de l'hypoblaste cette couche fait défaut, et ce sont les grosses cellules hypoblastiques vitellines qui délimitent directement la cavité vasculaire. Il est clair que des points tels que ceux représentés dans les fig. 25, 26 et surtout 30, ont été choisis comme étant les plus démonstratifs, et que les choses ne se présentent pas partout avec la même netteté.

D'autant plus que la paroi des veines vitellines m'a paru, même sur des embryons beaucoup plus âgés, discontinue en certains points, en ce sens qu'il y a des endroits où l'on ne voit l'endothélium vasculaire ni du côté de l'hypoblaste, ni du côté du mésoblaste, les veines semblant là réduites à de simples lacunes entre la splanchnopleure et l'hypoblaste. Des points semblables ont été vus par Götte notamment, qui, à une époque où la technique était moins parfaite qu'aujourd'hui, en avait conclu que dans le développement des vaisseaux la cavité apparaissait d'abord, l'endothélium ensuite.

Il n'y a rien d'impossible à ce que cela soit vrai pour les stades déjà assez avancés tels que celui que nous décrivons, ce qui pourrait s'expliquer par ce fait que le liquide plasmatique qui occupe les cavités vasculaires s'accumulerait plus vite que l'endothélium ne se formerait, de sorte que les cellules endothéliales vasculaires formées seraient à un moment donné insuffisantes pour tapisser toutes les lacunes vasculaires.

Cette interprétation rend compte, en tous cas, de la discontinuité certaine des parois des vaisseaux à ce stade qui nous occupe, discontinuité qui, je le répète, existe encore à des phases beaucoup plus avancées du développement.

En revanche l'endothélium endo-cardiaque, lui, se montre, dans toute son étendue, parfaitement continu (figures 20, 21, 22, 23).

On conçoit que, dans ces conditions, il y ait bien des points douteux, où il serait difficile d'affirmer la participation exclusive de l'hypoblaste à l'édification des endothéliums vasculaires, et où l'on pourrait être tenté d'interpréter, comme Rückert l'a fait pour les Sélaciens, le mode de formation des *Gefässzellen*.

Cependant, si j'ai vu des points douteux, je n'ai pas pu constater de faits qui permettent positivement d'admettre la participation du mésoblaste, tandis que j'en ai vu de nombreux démontrant celle de l'hypoblaste. J'adopte donc d'autant mieux cette dernière opinion, qu'elle me paraît bien établie pour les stades plus jeunes du développement, et qu'en outre le cœur, lui, a sans aucun doute une origine purement et exclusivement hypoblastique. Je crois donc que les veines vitellines bien développées de ce stade proviennent de l'extension et du creusement des deux petites ébauches que nous avons signalées aux stades précédents (fig. 28 et 12), et que les cellules endothéliales qui délimitent leur lumière proviennent de la multiplication sur place des cellules hypoblastiques les plus superficielles dans la région occupée par les veines.

J'ai déjà dit plus haut que le calibre des veines vitellines allait en se réduisant dans le sens cranio-caudal, et que, un peu au delà de l'extrémité en cul-de-sac du diverticule hépatique de la cavité digestive, elles se terminaient en se bifurquant en deux branches assez courtes, l'une se dirigeant ventralement et caudalement, et l'autre dorsalement et caudalement.

Aux extrémités de ces deux branches, alors que la lumière vasculaire est disparue, on constate la présence, sur trois ou quatre coupes, à la surface de l'hypoblaste, de quelques cellules plus ou moins libres, véritables Gefässzellen, puis toute trace des veines disparaît.

Cette observation confirme celle de **Schwink**, qui a vu aussi que les veines, bien délimitées, à lumière nette, dans leur partie craniale, ne se montraient plus constituées, caudalement, que par des Gefässzellen, sans qu'il n'y ait plus de lumière vasculaire bien délimitée. Il fait également aboutir caudalement ces Gefässzellen aux îlots sanguins.

Bien que ces derniers commencent à se développer d'une façon caractéristique, au stade que je décris en ce moment, je n'ai pu voir aucune continuité, d'aucune sorte, entre eux et les veines vitellines.

Elle s'établira d'ailleurs bientôt; mais il existe un stade ou même des stades où les deux formations (cœur et vaisseaux

d'une part, îlots sanguins de l'autre) sont complètement isolées et indépendantes l'une de l'autre.

Pour en finir avec les veines vitellines, je note simplement que l'on peut déjà constater à ce stade l'ébauche des canaux de Cuvier, sous forme de deux petites branches, qui, partant des veines vitellines, immédiatement au delà de la cavité péricardique, s'engagent dans le mésoblaste en se dirigeant dorsalement (fig. 25 et 26).

Je n'en parlerai pas plus longuement, mes observations sur le développement de la partie dorsale de l'appareil vasculaire étant trop incomplètes.

Enfin, je rappellerai encore que le cœur et tous les vaisseaux de l'embryon, tant ventraux que dorsaux, sont des cavités vides de tout élément cellulaire, ne contenant donc aucun élément figuré du sang.

Si j'ai donné de ce stade une longue description et un grand nombre de figures, c'est qu'il m'a paru très important, et qu'il démontre bien que ce que nous avons appelé ébauche cardiaque aux stades précédents a bien donné naissance à l'endothélium du cœur. Elle s'est accrue, s'est creusée, mais ses connexions à ses extrémités craniale et caudale sont restées fondamentalement les mêmes.

Au sujet de l'origine de l'endothélium des veines vitellines, on pourrait faire une objection qui a bien souvent été faite, d'ailleurs, à presque tous les auteurs qui ont étudié la question, quelle que soit l'opinion à laquelle ils se soient arrêtés : c'est que je n'ai pas figuré de mitose démonstrative, c'est-à-dire au stade diaster, dont l'un des asters serait engagé dans l'hypoblaste, l'autre dans la paroi endothéliale vasculaire. Je n'en ai pas vu, et cela n'a d'ailleurs rien de bien extraordinaire. J'ai observé souvent des cellules hypoblastiques tout à fait voisines des vaisseaux, à un stade quelconque de la cinèse, mais je n'ai pas trouvé une seule mitose absolument concluante. La plus démonstrative de celles que j'ai rencontrées est représentée fig. 29, où l'on voit deux noyaux-filles en voie de reconstitution.

Il n'en est pas moins vrai que la présence de mitoses, mais n'ayant pas une valeur décisive, dans les cellules hypoblastiques

avoisinant les parois vasculaires (fig. 25), est déjà importante à noter, et vient s'ajouter aux différents arguments que nous avons fait valoir plus haut, qui nous ont été fournis par l'étude des stades successifs du développement, et par les connexions et les continuités constatées entre le cœur et les vaisseaux d'une part, l'hypoblaste de l'autre.

Enfin, il semblerait que des coupes longitudinales ou sagittales pourraient mieux que des coupes transversales fournir la démonstration des rapports qui existent entre l'ébauche du cœur et celle de la bouche définitive.

J'ai fait un bon nombre de ces coupes sagittales sur des embryons des différents stades. Les connexions craniales du cœur que j'ai décrites y paraissent évidentes; mais ils m'a paru évident aussi que ces coupes étaient toujours plus ou moins obliques. Il suffisait pour s'en convaincre de les comparer avec les coupes transversales.

L'objection des coupes obliques que l'on pourrait faire est certainement beaucoup plus applicable aux coupes sagittales qu'aux coupes transversales. Ces dernières sont en effet assez faciles à obtenir; les premières sont presque impossibles à faire exactement.

Développement du sang.

L'étude du développement du sang chez les Amphibiens, déjà faite par différents auteurs, notamment par **Götte** (5), qui en avait donné une description exacte à différents points de vue, a été reprise, il y a quelques années, par **Schwink** (19), chez différentes espèces d'Urodèles et d'Anoures. Ainsi qu'on le verra, nos recherches concordent en bien des points et d'une façon très heureuse avec celles de **Schwink**.

Postérieurement à **Schwink**, **Houssay** (10) a étudié cette question chez l'Axolotl; mais si nous pouvons confirmer ses observations quant à l'origine hypoblastique du sang, nous devons nous écarter considérablemet de lui à une foule d'autres points de vue.

Chez les embryons de 3^{mm} environ, appartenant par conséquent

au stade dont nous finissons de décrire les ébauches vasculaires, les futurs éléments figurés du sang (cellules rouges) sont en pleine formation, et permettent une étude complète et détaillée de leur origine et de leur mode de développement.

Schwink a donné au lieu de formation des cellules du sang le nom d'îlot sanguin; il en a bien décrit la situation et l'aspect.

J'ai trouvé cet îlot, chez les embryons de Triton de 3mm à 3mm,3, sur dix à quinze coupes faites caudalement à l'ébauche primitive du foie, c'est-à-dire caudalement au point où se termine en cul-de-sac le diverticule hépatique de la cavité digestive.

Il n'existe plus à ce niveau de vaisseaux dans la partie ventrale du corps, et, tout au moins chez des embryons de 3mm, je n'ai pas vu, comme Schwink, de Gefässzellen établissant la continuité entre l'îlot sanguin et l'appareil vasculaire proprement dit de l'embryon.

Les deux ébauches, vasculaire et sanguine, sont encore absolument indépendantes l'une de l'autre.

L'îlot sanguin, qui, chez le Triton, commence au point que nous venons d'indiquer, se termine, caudalement, une dizaine de coupes en avant de l'anus définitif (embryons de 3mm environ). Ce dernier, à ce stade, est très net et perforé d'un fin canal.

Dans toute la région occupée par l'îlot, les cellules du sang prennent naissance dans la partie tout à fait ventrale, adjacente à l'épiblaste, de la masse des grosses cellules hypoblastiques vitellines, dans ce que Schwink appelle le Dotterentoblast. A ce stade, et à ce niveau, il n'y a pas de mésoblaste, du moins en couche continue, entre l'épiblaste et l'hypoblaste vitellin, sur la ligne médio-ventrale. Le feuillet moyen est là réduit à quelques cellules disséminées.

Ainsi que Schwink l'a décrit, dans la plus grande partie de la région où se forme le sang, on ne trouve qu'un îlot sanguin unique, médio-ventral, peu volumineux encore (à 3mm) à la coupe transversale, parfaitement continu dans le sens longitudinal (fig. 32).

Ce n'est qu'au voisinage de son extrémité craniale qu'il se bifurque en deux îlots plus petits, droit et gauche, qui vont en s'écartant légèrement l'un de l'autre, séparés par des cellules de

l'hypoblaste vitellin, peu ou pas modifiées (fig. 31). Ils se réduisent rapidement de volume et n'existent que sur un petit nombre de coupes.

Si l'on suit sur des coupes sériées ces deux petits îlots, dans le sens caudo-cranial, on constate qu'ils sont exactement sur le prolongement de la branche terminale ventrale des veines vitellines, dont l'extrémité caudale se trouve plusieurs coupes en avant d'eux; mais, je le répète, ils en sont complètement séparés.

En résumé, chez des embryons de Triton de 3^{mm} environ, le lieu de formation du sang est constitué par un îlot sanguin longitudinal et médio-ventral, bifurqué à son extrémité craniale. Il occupe la partie ventrale de l'hypoblaste vitellin, dans la région située entre l'ébauche primitive du foie et l'anus.

Avant de passer à l'étude histologique de cet îlot, je dois discuter certaines observations de **Houssay** (10), qui l'a vu et l'a figuré sur des coupes longitudinales.

D'après lui, l'îlot sanguin ventral a une disposition métamérique assez nette, en ce sens que son volume n'est pas le même dans toute son étendue, mais qu'il présente des épaississements métamériquement disposés.

J'ai bien constaté qu'il n'a pas dans toute son étendue le même volume. Etudié sur des coupes transversales ou sagittales, il présente de légères différences dans ses dimensions suivant les endroits. Ces différences, d'ailleurs peu importantes, s'expliquent très bien par le mode de formation de l'îlot, qui ne permet pas de le délimiter exactement du côté de l'hypoblaste, mais elles ne présentent aucune régularité et sont certainement sans aucune relation avec la segmentation du mésoblaste.

En réalité, l'îlot sanguin est un peu irrégulier, mais il n'est certainement pas métamérique.

Du reste, pour **Houssay**, la métamérie de l'îlot sanguin n'est qu'un cas particulier de la métamérie du feuillet spécial, qui, d'après lui, doit donner le sang, les vaisseaux et l'hypochorde, et qu'il appelle parablaste. Ce parablaste ne doit pas être confondu avec le feuillet de même nom décrit et discuté si souvent, surtout il y a quelques années, par **His** (78), **Waldeyer** (22), **Kollmann** (11), etc., pas plus qu'avec la couche protoplasmique

nucléée décrite par **Kupffer** (12) et d'autres, sous le nom de parablaste ou paraderme.

Toute la description que j'ai donnée de l'appareil vasculaire du Triton est en opposition avec la théorie du parablaste de **Houssay**.

Les observations de **Schwink**, tout en se rapprochant plus de celles de **Houssay** que les miennes, s'en écartent tout à fait en bien des points, notamment en ce qui concerne le mode d'apparition des ébauches vasculaires et leur segmentation.

J'ai déjà dit que je n'avais pas pu voir les parablastomères de **Houssay**, et je pense qu'une bonne partie de ses cellules parablastiques sont des cellules du mésenchyme.

Cela dit, nous passerons à l'étude histologique de l'îlot sanguin. Lorsqu'on l'examine à de forts grossissements, on constate (fig. 31 et 32) qu'il est constitué, vu en coupe transversale, d'un amas de 20 à 30 cellules, relativement petites, plus ou moins arrondies, par places serrées les unes contre les autres, en d'autres endroits quelque peu dissociées, en tous cas lâchement unies entre elles (fig. 31, 32, 33).

Elles possèdent un noyau assez chromatique, irrégulièrement arrondi, occupant le centre de la cellule. Le corps cellulaire est rempli de grains de vitellus, pour la plupart volumineux, de forme ovale, tout à fait semblables à ceux qui remplissent les cellules de l'hypoblaste vitellin. Parfois, ainsi que **Schwink** l'a observé, ces grains vitellins sont disposés radiairement autour du noyau. Mais cette disposition est très loin d'être constante.

Les mitoses, à toutes les phases, sont très nombreuses dans cet amas cellulaire; il y a peu de coupes où l'on n'en constate pas.

Les cellules constitutives de l'îlot sanguin sont, nos figures le montrent, très nettement séparées de l'épiblaste, que l'îlot ne refoule d'ailleurs en aucune façon.

Mais, en revanche, l'îlot tout entier est logé dans une dépression de l'hypoblaste vitellin, dans une cavité anfractueuse creusée dans la partie ventrale de cet hypoblaste, et à laquelle il n'est pas possible de donner des limites exactes. Les cellules sanguines embryonnaires se moulent contre les cellules hypoblastiques et s'engagent même entre elles.

On voit même sur les fig. 31 et 32 de véritables formes de transition entre les deux espèces de cellules. Les cellules de l'îlot les plus rapprochées de l'épiblaste sont souvent les plus petites et ont le mieux les caractères des cellules sanguines embryonnaires. Les caractères nettement vitellins augmentent au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'hypoblaste. D'autre part, et ce fait a une grande importance, les mitoses ne sont pas seulement nombreuses dans les éléments propres de l'îlot sanguin, mais encore dans les cellules de l'hypoblaste vitellin, encore plus ou moins typiques, qui l'avoisinent immédiatement.

Nos figures 31 et 32 montrent de ces mitoses. **Schwink** en a vu également. La figure 33, prise sur une coupe sagittale d'un embryon de $3^{mm},2$, est très démonstrative, attendu que l'on y voit une cellule en voie de mitose au stade diaster, dont l'un des asters est en quelque sorte engagé entre les cellules de l'îlot sanguin, tandis que l'autre est enclavé entre les cellules de l'hypoblaste vitellin.

Cette description histologique que nous venons de faire de l'îlot sanguin médio-ventral s'applique complètement à ses deux branches de bifurcation craniales (fig. 31). Là seulement le nombre des cellules sanguines embryonnaires est plus réduit.

Ces faits nous autorisent à conclure que les cellules constitutives de l'îlot sanguin proviennent de la multiplication sur place des cellules de l'hypoblaste vitellin, qui, dans les stades antérieurs, se trouvaient à la place actuellement occupée par l'îlot, multiplication qui se continue à ce stade encore dans les cellules hypoblastiques qui lui sont immédiatement adjacentes, et dans les cellules du sang embryonnaire déjà formées.

Il n'existe encore nulle part trace d'une paroi endothéliale délimitant l'îlot, en aucun point de sa périphérie.

Ce fait est également d'accord avec les observations de **Schwink**. A l'extrémité caudale de l'îlot sanguin, comme à l'extrémité de ses deux branches de bifurcation craniales, le nombre des cellules sanguines se réduit progressivement, puis elles disparaissent et sont remplacées par des cellules de l'hypoblaste vitellin non modifiées.

L'origine hypoblastique des premiers éléments du sang ne fait donc pour moi aucun doute chez le Triton.

Götte (5), **Schwink** (19) et **Houssay** (10) étaient déjà arrivés à des conclusions analogues; **Davidoff** (3) également, mais l'opinion que cet auteur a émise au sujet de l'origine du noyau des cellules du sang est évidemment insoutenable, d'après tout ce que nous venons de dire et d'après toutes les conquêtes de l'histologie moderne.

Je crois même qu'il serait difficile de soutenir que l'îlot sanguin que je viens de décrire soit dû à la multiplication active, en cet endroit déterminé, des cellules mésoblastiques qui s'y seraient insinuées, et y seraient devenues en quelque sorte des foyers de prolifération. Cela me paraît mécaniquement impossible. On ne voit pas comment une telle prolifération aurait pour résultat de creuser des cavités dans la masse pleine, compacte, de l'hypoblaste vitellin.

D'ailleurs les mitoses telles que celles qui se présentent sur nos figures, la constitution même de l'îlot, les rapports des cellules sanguines avec les cellules hypoblastiques enlèvent toute vraisemblance à cette manière de voir.

A des stades un peu plus avancés ($3^{mm},4$, $3^{mm},5$ jusqu'à $3^{mm},7$) l'aspect de l'îlot sanguin change. Toutes les cellules qui le constituent apparaissent sensiblement égales comme dimensions. Elles sont plus dissociées, plus régulièrement arrondies, semblent baigner dans un liquide. De plus, on ne constate plus ou presque plus de mitoses dans les cellules hypoblastiques adjacentes à l'îlot, et il semble que, à partir de ce moment, la participation de l'hypoblaste vitellin à la formation des cellules du sang a cessé, et que, si le nombre de ces dernières cellules s'accroît, c'est uniquement par multiplication des éléments préexistants. Enfin, c'est à ces stades encore que l'on assiste à l'apparition d'un endothélium vasculaire à la périphérie de l'îlot (fig. 34). Le premier indice de cette paroi endothéliale consiste en ce que, par-ci, par-là, on voit, soit du côté de l'hypoblaste, soit du côté de l'épiblaste, une cellule cubique, plus ou moins allongée, s'interposer entre eux et les éléments constitutifs de l'îlot.

Au début, ces cellules sont loin d'exister en couche continue; elles sont même assez rares. Leur nombre s'accroît dans la suite, et finalement l'îlot est délimité par une couche continue de cellules; il est devenu un large vaisseau à paroi endothéliale, contenant un grand nombre de cellules du sang embryonnaire, baignant dans un plasma plus ou moins abondant.

J'ajouterai que, pendant que ces modifications se produisent, les veines vitellines dont les extrémités caudales se trouvaient, je l'ai déjà dit, en regard des deux branches de bifurcation de l'îlot sanguin médio-ventral, se sont développées dans le sens cranio-caudal et sont venues se mettre en communication avec ces branches de bifurcation, et par conséquent avec l'îlot tout entier.

Alors, mais alors seulement, les veines vitellines, le cœur et en général tous les vaisseaux de l'embryon contiennent des cellules du sang.

Je n'ai vu de ces éléments dans aucune partie de l'appareil vasculaire avant que cette communication se soit établie, mais, dès le moment où elle l'est, on en trouve, en plus ou moins grand nombre, dans tous les vaisseaux de l'embryon.

Ce sont donc les cellules de l'îlot sanguin ventral, que nous avons décrit, qui se répandent dans tout le système vasculaire.

Je crois pouvoir affirmer qu'il n'y a pas, jusqu'à présent, dans aucune partie de l'embryon, d'autre lieu de formation du sang que ce que nous avons appelé l'îlot sanguin, et que des éléments qui le constituaient proviennent toutes les cellules sanguines qui remplissent les vaisseaux.

Une preuve de plus est ce fait, très facile à constater, que lorsqu'il y a du sang dans le cœur et les vaisseaux, l'îlot sanguin, lui, en est presque dépourvu; il s'est en quelque sorte vidé.

Les endothéliums vasculaires, l'endothélium du cœur, que différents auteurs ont fait intervenir, surtout chez les Téléostéens, dans la formation des cellules rouges du sang, ne jouent à ce point de vue aucun rôle, d'après tout ce que j'ai vu, chez le Triton.

En même temps que ces modifications se produisent, l'appareil vasculaire se complique; des vaisseaux nouveaux se forment, mais l'étude de ces complications est très difficile, et mes obser-

vations sur ce sujet sont trop peu complètes pour que je puisse les exposer.

Je dirai seulement que lorsque les veines vitellines se sont mises en communication avec l'îlot sanguin, ce dernier constitue, par le fait même, la partie caudale des veines vitellines, et il en résulte que la disposition réalisée est la suivante : dans toute la partie caudale du corps, jusqu'au voisinage de l'extrémité caudale du foie, il existe, sur la face ventrale du tube digestif (hypoblaste vitellin), une veine vitelline médio-ventrale unique. Cette veine se bifurque cranialement en deux troncs, qui longent les faces latérales de l'ébauche hépatique, et s'unissent, à l'extrémité craniale de cette dernière, en un tronc commun, le sinus veineux. Ce dernier aboutit directement au cœur.

Cet appareil vasculaire vitellin n'a pas dans toute son étendue la même origine, et ne s'est pas non plus développé partout en même temps. Sa partie caudale s'est formée aux dépens de l'îlot sanguin ventral primitif; son développement est en relation avec celui des cellules rouges du sang. Sa partie craniale, comprise entre le sinus veineux et l'îlot sanguin, est tout à fait indépendante de la formation des cellules rouges du sang, s'est ébauchée assez longtemps avant sa partie caudale, et reconnaît le même mode de développement que le cœur lui-même.

Une dernière question que l'on doit se poser est celle de savoir d'où provient l'endothélium de la portion de la veine vitelline ou des veines vitellines formée aux dépens de l'îlot sanguin primitif.

Il est très difficile de le dire d'une façon précise. Sont-ce les cellules les plus périphériques de l'îlot qui se sont aplaties et sont devenues des cellules endothéliales, comme on l'admet généralement pour les îlots sanguins des autres Vertébrés? Sont-ce des cellules nouvelles détachées de l'hypoblaste vitellin et indépendantes des cellules sanguines proprement dites? Des images comme celle représentée fig. 34, rares d'ailleurs, me font plutôt pencher vers la seconde hypothèse. On voit en effet une paroi ventrale très nette à l'îlot ou plutôt à la veine vitelline, paroi formée de cellules allongées, encore chargées de gros grains de vitellus, et qui se continue latéralement avec la paroi dorsale formée par l'hypoblaste vitellin seul.

De telles figures sont assez rares, et sur ce même embryon, dont la fig. 34 représente une portion de coupe transversale, il est beaucoup d'autres endroits où la paroi endothéliale est complète, tant du côté dorsal que du côté ventral.

Je bornerai ici mon étude. J'ajouterai seulement qu'il est clair que, en même temps qu'évolue l'appareil vasculaire et qu'il se remplit de sang, le cœur poursuit le cours de son développement. Les rapports qu'il présentait au stade IV avec l'ébauche de la bouche définitive disparaissent par interposition du péricarde viscéral, et finalement le cœur tout entier est, dans toute son étendue, entouré par le mésoblaste.

Je crois inutile d'entrer dans des détails; ce que nous avons dit à ce sujet pour la partie moyenne du cœur se produit dans ses parties caudale et craniale.

Chez les Amphibiens, comme d'ailleurs chez tous les Vertébrés, l'accroissement ultérieur des vaisseaux au milieu du mésoblaste et du mésenchyme est extrêmement difficile à étudier.

Je considère cependant comme hautement vraisemblable que les vaisseaux nouveaux se forment par accroissement et complication progressifs des vaisseaux préexistants, et cela par suite de la multiplication des éléments endothéliaux qui forment leur paroi.

Conclusions générales.

Il résulte de nos recherches que non seulement le sang (en tant que cellules rouges), mais encore les endothéliums du cœur et des premiers vaisseaux de l'embryon ont une origine nettement et exclusivement hypoblastique.

Le cœur se forme aux dépens d'un cordon plein de grosses cellules hypoblastiques, détaché de la paroi ventrale du tube digestif, étendu, dans le sens longitudinal, entre l'ébauche de la bouche définitive et celle du foie, cordon qui se creuse ultérieurement, s'accroît, s'incurve, et devient finalement le cœur. Il se développe donc *in loco* aux dépens des éléments de l'hypoblaste, dans une zone bien délimitée de ce feuillet, et non pas aux dépens de cellules migratrices provenant de parties éloignées de l'embryon. Les premiers vaisseaux qui prolongent

le cœur cranialement et caudalement (ce sont surtout ces derniers que j'ai bien pu étudier) se forment également, tout au moins dans les premières phases, aux dépens de cellules de provenance hypoblastique, et cela aux points où se montreront plus tard les cavités vasculaires et les véritables vaisseaux de l'embryon. Les ébauches vasculaires sont d'abord, comme celle du cœur, de petits amas cellulaires pleins, qui se creusent ultérieurement, par suite, très probablement, de l'apparition d'un liquide dans leur intérieur. La présence de ce liquide force les cellules de ces amas à se ranger en endothélium continu, ou, au début et par places, discontinu, autour de la cavité formée.

La première ébauche vasculaire qui apparaisse dans le cours du développement, chez le Triton, est celle du cœur. J'ajoute qu'elle est simple, impaire et médiane, contrairement à ce que **Schwink** et **Houssay** ont affirmé dans ces derniers temps.

Très peu de temps après apparaissent les ébauches des veines vitellines et des artères branchiales primaires.

Cœur et vaisseaux, alors qu'ils sont déjà creusés d'une large cavité, conservent encore d'étroites relations avec l'hypoblaste qui leur a donné naissance. Ce n'est que plus tard et peu à peu que du mésoblaste s'insinue entre eux et l'hypoblaste, et qu'ils sont, surtout le cœur, enveloppés de toutes parts par les éléments du feuillet moyen.

Je crois inutile de résumer le développement de la cavité péricardique et des mésocardes.

Je rappellerai seulement que la cavité péricardique est primitivement double et paire, et qu'elle ne devient unique que par suite de la disparition du mésocarde ventral.

Mes observations sur ce sujet concordent dans tous les points importants avec celles de **Rabl** (15), faites chez la Salamandre.

Alors même que le cœur et le système vasculaire en général de l'embryon ont déjà acquis un assez notable développement, alors même que tout cet appareil est déjà creux, et que le cœur a commencé à subir ses inflexions caractéristiques, on n'y trouve pas trace de cellules du sang embryonnaire. Un liquide remplit seul les cavités vasculaires.

On remarquera que ces conclusions sont, en plusieurs points,

conformes à celles que **Rückert** (17) a tirées, il y a déjà une dizaine d'années, de ses études sur les Sélaciens, abstraction faite de la participation du mésoblaste à l'édification des endothéliums vasculaires, que **Rückert** considère comme certaine.

On remarquera même, avec la réserve que nous venons de faire, qu'il est possible d'établir un rapprochement entre le processus par lequel se développe le cœur chez le Triton et celui par lequel il se développe, d'après **Rückert**, chez *Pristiurus*. Là aussi une portion de l'ébauche cardiaque se forme aux dépens des cellules d'une saillie hypoblastique médio-ventrale.

Rückert a également montré que, chez *Pristiurus* et *Torpedo*, les cellules des futurs endothéliums vasculaires, qu'il appelle Gefässzellen, apparaissent à l'endroit même qu'occuperont les vaisseaux de l'embryon, tout au moins dans les jeunes stades du développement.

Hoffmann (9), récemment, chez les Sélaciens également, est arrivé à des conclusions à peu près semblables sur ce point spécial. Mais le mode de développement qu'il donne du cœur et de l'aorte est tout différent de ce qu'a décrit **Rückert**. **Hoffmann**, entre autres divergences, leur assigne une origine exclusivement hypoblastique.

En ce qui concerne spécialement les Amphibiens, j'ai déjà fait remarquer les différences et les concordances qui existent entre les observations de **Rabl** (15) et les miennes.

Pour ce qui est de celles de **Götte** (5) chez *Bombinator*, on observera que les premiers stades que j'ai décrits ont échappé à **Götte**, si toutefois ils existent chez les Anoures. Il avait cependant déjà insisté très justement sur ce fait que le développement du cœur et des vaisseaux est, au début, indépendant de celui du sang, qui se fait dans une tout autre région.

Enfin, les deux auteurs qui se sont le plus récemment occupés de la question chez les Amphibiens, **Schwink** et **Houssay**, tout en admettant l'origine hypoblastique du cœur et des vaisseaux, ont émis une manière de voir toute différente de celle de leurs devanciers et de celle à laquelle je suis arrivé moi-même.

Ces deux auteurs sont loin d'ailleurs de concorder entre eux.

J'ai discuté plus haut le résultat de leurs recherches; je n'y reviendrai pas.

Le *sang* se développe également dans une région bien déterminée de l'hypoblaste vitellin, caudalement à l'ébauche du foie, entre elle et celle de l'anus définitif. Ses éléments figurés se forment manifestement aux dépens des cellules hypoblastiques, qui se multiplient activement dans la région formative du sang, dans ce que nous avons appelé, avec **Schwink**, l'îlot sanguin. Cette multiplication a pour résultat de donner naissance à des cellules plus petites, encore chargées de gros grains vitellins, et sans hémoglobine au début. Plus tard, l'îlot sanguin s'entoure d'une paroi endothéliale, en même temps qu'un liquide apparaît qui dissocie les cellules sanguines embryonnaires. A ce moment, l'îlot se met en continuité avec les veines vitellines, et alors seulement le cœur et les vaisseaux peuvent contenir des cellules rouges du sang. Indépendamment de l'origine différente du sang proprement dit et de l'appareil vasculaire (cœur et vaisseaux), je crois pouvoir conclure que, chez les embryons d'Amphibiens, le seul lieu de formation pour les éléments figurés du sang est ce que j'ai décrit sous le nom d'îlot sanguin médio-ventral.

En effet, d'après les recherches récentes, les soi-disant organes hémato-poïétiques ne méritent ce nom qu'en ce qu'ils sont le siège d'une prolifération active d'éléments sanguins préexistants.

Je n'ai pas l'intention d'exposer ici les idées des auteurs qui se sont occupés du développement du sang. Cela a été fait bien des fois, et tout récemment encore par **Mehnert** (13), qui a émis une idée nouvelle au sujet de ce qu'il appelle « Haemovasalgewebe », chez les Reptiles. Ces observations de **Mehnert** demandent confirmation, et d'après ce que j'ai vu ne sont en tous cas pas applicables aux Amphibiens.

Je me bornerai à faire remarquer que pour les Sélaciens, comme d'ailleurs pour les Amphibiens, la plupart des auteurs, surtout **Swaen** (21) et **C. K. Hoffmann** (9*a*), admettent l'origine hypoblastique des îlots sanguins.

En résumé, je puis exposer dans les quatre propositions suivantes les résultats essentiels de mes recherches :

I. Les éléments aux dépens desquels se développent les ébauches du cœur et des premiers vaisseaux de l'embryon ne sont pas des cellules migratrices, qui, provenant de parties éloignées, viendraient s'accumuler en amas là où ces organes doivent apparaître.

II. Le cœur et les premiers vaisseaux ont, chez le Triton, une origine nettement et exclusivement hypoblastique.

III. Leur développement est absolument indépendant de celui des cellules rouges du sang. A un moment donné, ils sont creux, mais ne contiennent qu'un liquide et aucune cellule.

Ce n'est que secondairement, après qu'ils se sont mis en continuité avec les îlots sanguins, qu'ils se remplissent de sang.

IV. Le sang prend naissance aux dépens des éléments de l'hypoblaste vitellin, dans une région bien déterminée de cet hypoblaste : ce que nous avons appelé l'îlot sanguin médio-ventral et ses deux branches de bifurcation.

Cet îlot est, chez le Triton, le seul lieu de formation, à proprement parler, des cellules sanguines.

Pour terminer cette étude, j'attirerai l'attention sur quelques points qui me paraissent avoir une assez grande importance. Götte (5) avait déjà, il y a près de vingt-cinq ans, insisté sur la comparaison que l'on peut établir entre l'appareil vasculaire vitellin des Amphibiens et celui des Vertébrés dont l'œuf contient une grande quantité de vitellus, les Oiseaux, par exemple. Cette comparaison est parfaitement justifiée. L'îlot sanguin des Amphibiens avec la portion de l'hypoblaste vitellin qu'il occupe, se comporte absolument comme l'aire vasculaire des Vertébrés à œufs méroblastiques. Tout au moins, les analogies entre les deux formations sont nombreuses. Chez tous les Vertébrés où elle existe, c'est l'aire vasculaire qui constitue à coup sûr le premier lieu de formation du sang; chez les Amphibiens, l'îlot sanguin, occupant la surface médio-ventrale de l'hypoblaste vitellin, est non pas seulement le premier, mais presque certainement le seul lieu de formation des éléments figurés de sang.

Un autre rapprochement, et qui est des plus intéressants, c'est que, chez les Amphibiens comme chez les Vertébrés à aire vasculaire typique, le système vasculaire et sanguin de cette der-

nière ou de l'îlot sanguin médio-ventral se forme indépendamment du cœur et des vaisseaux de l'embryon, et, au début, sans aucunes connexions avec eux. Ce n'est que secondairement que ces connexions s'établissent.

L'îlot sanguin médio-ventral et la portion des veines vitellines qui se forme à ses dépens chez les Amphibiens ont donc la valeur d'un système vasculaire extra-embryonnaire si on le compare à l'appareil vasculaire vitellin des Reptiles ou des Oiseaux, par exemple.

L'indépendance primitive de l'aire vasculaire et des vaisseaux du corps de l'embryon peut s'expliquer chez les Vertébrés, où l'embryon est largement étalé à la surface d'un vitellus nutritif très abondant.

Elle se comprend moins bien chez les Amphibiens, où la quantité de vitellus nutritif est non seulement moins grande, mais encore où il se trouve réparti sur toutes les cellules, à quelque feuillet embryonnaire qu'elles appartiennent, du moins dans les jeunes stades, et où il y a seulement une prédominance de la quantité de vitellus et une persistance beaucoup plus longue de ce vitellus dans la région de l'hypoblaste vitellin, région dont les limites sont à peu près indiquées par celles de l'îlot sanguin médio-ventral.

Je me borne à soulever la question sans prétendre y répondre. Je ne puis cependant m'empêcher de faire observer qu'il y a là un argument qui pourrait venir à l'appui de la théorie, déjà soutenue par divers auteurs, d'après laquelle les Amphibiens proviendraient d'ancêtres à œufs méroblastiques, doués de segmentation partielle, à grande quantité de vitellus nutritif, à aire vasculaire typique. La similitude évidente qui existe entre le développement du cœur, des vaisseaux et du sang chez les Amphibiens d'une part, et chez les Sélaciens, les Reptiles ou les Oiseaux d'autre part, au point de vue spécial où nous nous plaçons actuellement, vient, me semble-t-il, à l'appui de cette manière de voir. Il est évident que si ces considérations peuvent apporter quelques éléments de clarté dans cette question si compliquée elles ne suffisent pas à la résoudre.

Un troisième rapprochement que l'on peut faire entre les

veines vitellines ou omphalo-mésentériques des Amphibiens et celles des Reptiles, des Oiseaux, etc., c'est que chez ces derniers toute la partie extra-embryonnaire des veines vitellines s'atrophie à une certaine période du développement; de même, chez beaucoup d'Amphibiens la partie caudale de ces mêmes veines (vraisemblablement celle développée aux dépens de l'îlot sanguin, ou des deux îlots sanguins, suivant les groupes) devient toute rudimentaire, et même chez certains disparaît complètement.

Cette comparaison que nous venons de faire n'est certes pas neuve; il me semble cependant que mes observations lui donnent une certaine précision.

Un second point qui me paraît présenter un assez grand intérêt, c'est l'analogie qui existe entre le processus par lequel le cœur se développe chez les Amphibiens (d'après mes observations faites chez le Triton), et celui par lequel se forment les autres organes d'origine hypoblastique, notamment et surtout le foie et les pancréas.

Le cœur prend naissance aux dépens d'une partie bien déterminée, médio-ventrale, de l'hypoblaste, entre l'ébauche de la bouche définitive et celle du foie.

Il n'est au début, nos premiers stades le montrent, qu'une portion détachée de l'hypoblaste, qu'un cordon de cellules hypoblastiques, qui se sépare du reste, d'abord par l'apparition d'une simple fente, ensuite par l'interposition du mésoblaste (mésocarde dorsal, ou ligament entéro-cardiaque). Les études de **Shore** (20) et surtout celles de **Weysse** (23) ont montré que le foie aussi se développe de cette façon, qu'il se différencie en quelque sorte aux dépens de la moitié ventrale, ou à peu près, de la masse des cellules hypoblastiques, dans un endroit bien déterminé que je préciserai en disant : entre l'ébauche du cœur, qui est craniale, et l'hypoblaste vitellin proprement dit avec son îlot sanguin, ou aire vasculaire, qui est caudal. Tout comme chez les Sélaciens, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères (2), il se développe aux dépens d'un renflement longitudinal de la paroi ventrale du tube digestif occupant l'étendue de ce dernier organe, comprise entre le sinus veineux et l'ombilic intestinal.

Chez les Amphibiens, du mésoblaste s'engage entre cette

masse que nous appellerons avec **Hammar** (6) « Leberprominenz », et le tube digestif définitif qui reste sur sa face dorsale, et les sépare l'un de l'autre (ligament hépato-entérique).

De même que l'endothélium endocardiaque se forme aux dépens des cellules du cordon hypoblastique primitif, de même les cellules hépatiques, **Shore** l'a décrit, et je puis le confirmer pleinement, se développent par toute une série de transformations successives aux dépens des grosses cellules hypoblastiques de la « Leberprominenz ».

Ce que je viens de dire du foie s'applique aux pancréas ventraux et dorsal et aux poumons, d'après ce qu'a vu **Weysse**, et d'après ce que j'ai vu moi-même.

Il résulte par conséquent de tout cela que, sur une coupe sagittale et médiane d'un embryon de Triton, et probablement de tout Amphibien, arrivé à un certain stade de développement (notre stade II), on peut distinguer, dans la partie ventrale de l'hypoblaste, cinq régions bien distinctes caractérisées par leur évolution ultérieure, qui sont, en allant dans le sens cranio-caudal : 1° la région buccale; 2° la région cardiaque; 3° la région hépato-pancréatique (foie et pancréas ventraux); 4° la région vasculaire sanguine ou aire vasculaire; 5° la région anale.

Enfin, et pour terminer ce travail, nous dirons quelques mots d'une question qui a déjà été soulevée à différentes reprises, et récemment encore par **Félix** (4).

Comment peut-on expliquer que chez certains groupes de Vertébrés le cœur, les vaisseaux et le sang ont une origine hypoblastique, tandis que chez d'autres ils ont une origine mésoblastique?

Je pense que tant que l'on ne se sera pas mis d'accord sur la provenance réelle du sang et des vaisseaux chez tous les Vertébrés il sera parfaitement inutile d'engager une discussion sur ce point.

Il s'est trouvé, pour tous les Vertébrés qui ont été étudiés, même les Mammifères (**M. Duval**), des auteurs qui ont défendu la thèse que le sang et les vaisseaux proviennent de l'hypoblaste.

On ne peut cependant pas nier que la plupart des embryologistes qui ont étudié les Téléostéens, les Oiseaux et les Mammifères ont soutenu l'opinion contraire.

Si celle-ci est exacte pour certains groupes, celle-là pour d'autres, on sera évidemment obligé, pour expliquer ces différences, de faire intervenir le principe de la cœnogenèse.

Ziegler (24) estime que l'origine entodermique du sang et des vaisseaux, si toutefois elle existe, résulte d'un processus cœnogénétique.

Schwink (16), pour ce qui concerne les Amphibiens, comparant le développement du mésoblaste avec celui du sang, admet qu'il est possible d'expliquer par la cœnogenèse la présence des cellules sanguines au milieu des cellules hypoblastiques.

Dans la région de l'îlot sanguin médio-ventral, le stade mésoblaste serait sauté, et les cellules hypoblastiques se transformeraient directement en cellules sanguines.

Si cette explication est, peut-être, applicable aux Amphibiens anoures, où le mésoblaste se forme par délamination de la surface de l'hypoblaste primaire, elle l'est à coup sûr beaucoup plus difficilement pour les autres Vertébrés, où le mésoblaste se forme en des points bien déterminés, autres que ceux où apparaît le sang.

Je ne veux pas pousser plus loin cette discussion, car, je le répète, il n'y a pas même encore lieu de la soulever, nos connaissances précises n'étant pas encore assez nombreuses, et d'autre part la question étant extrêmement complexe. On ne doit pas croire que l'on a tout expliqué en prononçant le mot de cœnogenèse.

Et d'ailleurs, il resterait à savoir si c'est l'origine hypoblastique ou l'origine mésoblastique qui est primitive. Ziegler penche pour la seconde, se basant surtout sur ce fait que chez les Invertébrés le sang et les vaisseaux proviennent du mésoderme.

Mais jusqu'à quel point peut-on comparer au point de vue morphologique l'appareil circulatoire *sanguin* des Vertébrés à l'appareil circulatoire des Invertébrés? D'autant plus que l'Amphioxus présente bien des vaisseaux sanguins, mais pas de sang en tant qu'éléments figurés homologues aux cellules rouges des Vertébrés supérieurs.

Autant de questions qu'il serait hasardeux de prétendre résoudre dans l'état actuel de nos connaissances.

Index bibliographique.

1. Van Bambeke. — Recherches sur le développement du Pelobate brun. *Mémoires couronnés, etc., publiés par l'Académie royale de Belgique*, 1867.
2. Brachet (A.). — Die Entwickelung und Histogenese der Leber und des Pankreas. *Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte* herausg. von Merkel und Bonnet, Bd. VI.
3. Davidoff. — Ueber die Entstehung der rothen Blutkörperchen und des Parablasts von *Salamandra maculosa. Zoologischer Anzeiger*, VII. Jahrg. 1884.
4. Félix (W.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. *Anatomische Hefte*, H. XXV u. XXVI, 1897. Contient une littérature très complète.
5. Götte. — Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875.
6. Hammar. — Ueber einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwickelung. *Anat. Anz.*, Bd. XIII, 1897.
7. His. — Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. *Zeitschrift für Anat. und Entwick.*, Bd. I, 1875.
8. — Die Lehre vom Bindesubstanzkeim — Parablast. *Arch. für Anat. und Entwick.*, 1882.
9. Hoffmann (C.-K.). — Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei Selachiern. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. XIX, 1893.
9*a*. — Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. *Verhandel. der Konink. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam*, 1893.
10. Houssay. — Études d'embryologie sur les Vertébrés. *Arch. de zoologie expérimentale et générale*, série 3, t. I, 1893.
11. Kollmann. — Die Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. *Archiv für Anat. und Entwick.*, 1884.
12. Von Kupffer. — Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. *Arch. für Anat. und Entwick.*, 1882 u. 1884.
13. Mehnert. — Ueber Ursprung und Entwicklung des Haemo-vasalgewebes (Gefässhofsichel). *Morphologische Arbeiten herausg. von G. Schwalbe*, Bd. VI, 1896. Contient une littérature détaillée.
14. Oellacher. — Ueber die erste Entwickelung des Herzens und der Perikard- oder Herzhöhle bei *Bufo cinereus. Archiv für mikrosk. Anatomie*, Bd. VII.
15. Rabl (Carl). — Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. XII, 1887.
16. — Theorie des Mesoderms I. Theil. *Morpholog. Jahrb.*. Bd. XV, 1890.
17. Rückert. — Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässsysteme bei Selachierembryonen. *Biolog. Centralbl.*, Bd. VIII, 1888.
18. Salensky. — Sur le développement du cœur chez les embryons de la Grenouille. *Compte rendu des séances du troisième congrès international de Zoologie*, Leyde, 1895.
19. Schwink. — Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. *Morpholog. Jahrbuch*. Bd. XIX.
20. Shore. — Notes on the origin of the liver. *Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. XXV, 1891.
21. Swaen. — Étude sur le développement des feuillets et des premiers ilots sanguins dans le blastoderme de la Torpille. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. IX, n° 5, 1885.
22. Waldeyer. — Archiblast und Parablast. *Arch. für mikrosk. Anatomie*, 1883.
23. Weysse. — Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanals beim Frosche. *Archiv für mikrosk. Anat.*, Bd. XLVI, 1895.
24. Ziegler (H.-E.). — Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei Wirbeltieren, *Verhandl. der deutschen zoolog. Gesellschaft*, 1892.

25. MAURER. — Die Entwicklung des Bindegewebes bei *Siredon pisciformis* und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. *Morpholog. Jahrb.*, Bd. XVIII, 1892.

Explication des planches.

Abréviations communes à toutes les figures.

AB, artères branchiales primaires.
AH, arc hyoïdien.
AM, arc mandibulaire.
B, bouche définitive.
BC, saillie hypoblastique médio-ventrale, qui fait suite immédiatement à la bouche.
C, cœur.
CP, cavité péricardique.
DH, diverticule hépatique.
E, épiblaste.
FB_1, premières fentes branchiales.
FB_2, deuxièmes fentes branchiales.
H, hypoblaste.
IS, îlot sanguin.
M, mésoblaste.
MD, mésocarde dorsal.
MV, mésocarde ventral.
PP, péricarde pariétal.
PV, péricarde viscéral.
SV, sinus veineux.
VV, veines vitellines.

PLANCHE X.

FIG. 1, 2, 3, 4, 5. — Coupes transversales d'un embryon au stade I. — Les figures, comme toutes les suivantes, représentent la partie ventrale seulement de la coupe. Elles sont numérotées dans le sens cranio-caudal.

La fig. 1 est la dernière coupe passant au niveau de l'ébauche de la bouche définitive.

La coupe fig. 2 est la seconde après celle fig. 1. La fig. 3 représente la coupe suivant immédiatement celle fig. 2.

La fig. 4 est prise après deux coupes situées caudalement par rapport à la fig. 3, et la fig. 5, trois coupes après la fig. 4.

FIG. 6 7*a*, 7*b*, 8, 9, 10, 11. — Coupes transversales d'un embryon du stade II. Sériées dans le sens cranio-caudal.

La fig. 6 est une des dernières coupes passant au niveau de l'ébauche de la bouche définitive.

Fig. 7*a*, trois coupes après la fig. 6.

Fig. 7*b*, coupe suivant immédiatement celle fig. 7*a*.

Fig. 8, deux coupes après la fig. 7*b*.

Fig. 9, trois coupes après la fig. 8.

Fig. 10, trois coupes après la fig. 9.

Fig. 11, coupe suivant immédiatement celle fig. 10.

PLANCHE XI.

FIG. 12. — Coupe transversale d'un embryon du stade II, un peu plus avancé que le précédent. La coupe passe au niveau des ébauches des veines vitellines.

FIG. 13 et 14. — Coupes transversales d'un embryon du stade III. La coupe représentée fig. 14 est la troisième après la fig. 13.

Fig. 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26. — Coupes transversales d'un embryon du stade IV, long de 3mm,1.

Fig. 15 passe au niveau de l'ébauche de la bouche définitive.

Fig. 16, six coupes après la fig. 15.

Fig. 17, trois coupes après la fig. 16.

Fig. 18, coupe suivant immédiatement celle fig. 17.

Fig. 19, coupe suivant immédiatement celle fig. 18.

Fig. 20, deux coupes après la fig. 19.

Fig. 21, deux coupes après la fig. 20.

Fig. 22, deux coupes après la fig. 21.

Fig. 23, trois coupes après la fig. 22.

Fig. 24, trois coupes après la fig. 23.

Fig. 25, huit coupes après la fig. 24.

Fig. 26, sept coupes après la fig. 25.

Planche XII.

Fig. 27 et 28. — Coupes transversales d'un embryon du stade II. Grossis. 330 diamètres.

La coupe fig. 28 est la troisième après celle fig. 27.

La fig. 27 montre les rapports intimes de l'ébauche du cœur avec l'hypoblaste. La fig. 28 montre les ébauches des veines vitellines.

Fig. 29. — Portion de coupe transversale d'un embryon du stade IV (3mm,2 environ de longueur), montrant la formation de cellules destinées à former l'endothélium de la veine vitelline gauche. Grossiss. 330 diamètres.

Fig. 30. — Embryon du stade IV. Veine vitelline droite située un peu caudalement par rapport au sinus veineux. La figure représente la moitié droite de la partie ventrale d'une coupe transversale. Longueur totale de l'embryon : 3mm,2. Grossiss. 250 diamètres.

Fig. 31. — Partie ventrale d'une coupe transversale d'un embryon au stade IV, montrant les deux branches de bifurcation craniales de l'ilot sanguin médio-ventral. Grossiss. 250 diamètres.

Fig. 32. — Partie ventrale d'une coupe transversale du même embryon que fig. 31, passant caudalement à cette dernière, au niveau de l'ilot sanguin médio-ventral. Grossiss. 250 diamètres.

Fig. 33. — Portion d'une coupe sagittale d'un embryon au stade IV, montrant l'ilot sanguin médio-ventral. Grossiss. 375 diamètres.

Fig. 34. — Partie ventrale d'une coupe transversale d'un embryon de 3mm,3 à 3mm,4, passant au niveau de l'ilot sanguin médio-ventral, qui commence à acquérir une paroi endothéliale.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

SUR QUELQUES FORMATIONS

PARTICULIÈRES

DE LA CAVITÉ GÉNÉRALE DES OPHÉLIES

PAR

J. KUNSTLER et **A. GRUVEL**

Professeur-adjoint Chargé d'un cours complémentaire
à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux.

PLANCHES XIII et XIV.

HISTORIQUE.

La première mention qui ait été faite de l'existence des formes énigmatiques dont l'étude fait le sujet de ce mémoire remonte à Costa [*Annali dell'Accad. degli Aspiranti nat.*, II, fasc. 3, p. 84, Napoli, 1843], qui les a décrites chez l'*Ophelia radiata* Clap. et les a prises pour des sortes de corpuscules sanguins transportés par le système circulatoire et par conséquent contenus dans les vaisseaux. Il a même poussé cette notion erronée plus loin, en admettant l'existence d'un cœur distinct du vaisseau dorsal, dans lequel se trouveraient des accumulations de ces formes sous l'aspect de caillots noirs.

En 1867, Kowalevsky [Entwickelungsgeschichte der Rippenquallen, *Mém. Acad. Imp. Saint-Pétersb.*, X, introd. page VI, 1867] a observé les mêmes formations et a montré qu'elles ne se rencontrent jamais que dans la cavité périviscérale. Mais il a pensé que c'étaient là de simples corpuscules lymphatiques transformés par une évolution particulière. Il crut même avoir constaté l'existence de stades intermédiaires indubitables entre elles et les amibocytes ordinaires, en ce sens qu'elles ne

Novembre 1898.

seraient autre chose que des amas de ceux-ci. Il ne semble, du reste, pas avoir eu connaissance de la découverte de **Costa**.

Claparède [Les Annélides du golfe de Naples, *Mém. de la Soc. de Phys. et Hist. nat. de Genève*, 2e part., p. 28, pl. 29, fig. 1, A, B, C], en 1870, s'est livré à une étude approfondie de ces corps énigmatiques, de la véritable nature desquels il ne se rend guère mieux compte que ses prédécesseurs. Il est porté à croire que ce sont là de simples amibocytes chargés de produits d'excrétion.

En 1884, l'un d'entre nous [**J. Kunstler**. Sur un Rhizopode, *Comptes rendus Acad. des Sc.*, 18 août 1884] a publié quelques résultats de ses observations sur ces formations, et il est arrivé à la conclusion que c'étaient là de véritables organismes parasites, profondément modifiés par leur vie spéciale et présentant des phénomènes reproducteurs des plus curieux. Les résultats de ses recherches furent consignés dans un mémoire paru en 1885. **J. Kunstler** leur a donné le nom de *Dumontia Opheliarum*, type nouveau de la sous-classe des Sarcodines [*Bull. de la Soc. Zool. de France*, 1885, p. 308 à 336, IV].

En 1894, **Schœppi**, sans paraître connaître d'autres devanciers que **Claparède**, se livre à l'étude de ces éléments, envisagés au point de vue de ce dernier auteur, c'est-à-dire comme générateurs de produits d'excrétion, ou, suivant son expression, de *chloragogène*.

Ce travail, au point de vue morphologique, ne nous apporte pas grand'chose de nouveau sur les formations qui nous intéressent ici ; son principal résultat est une conception erronée de la manière dont se formerait la substance interne prise pour du chloragogène. L'auteur croit avoir vu des vacuoles se former progressivement dans les amibocytes ordinaires, vacuoles dans lesquelles se déposeraient des corpuscules de chloragogène, qui se souderaient les uns aux autres et finiraient par constituer l'axe particulier qui caractérise les formes visées. La suite de ce travail démontrera péremptoirement que cette manière de voir ne répond pas à la réalité des faits.

Déjà, dans une note communiquée à l'Institut [**J. Kunstler** et **A. Gruvel**. Sur le prétendu chloragogène de la cavité générale

des Ophélies, *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 17 janv. 1898], nous avons démontré que l'hypothèse de Schœppi était en contradiction avec les résultats de nos observations plus récentes et nous avons établi les traits fondamentaux du cycle vital de ces formes à bâtonnets.

Nous avons trouvé celles-ci dans la cavité périviscérale [où elles ne manquent que très rarement] de l'*Ophelia bicornis* des côtes du golfe de Gascogne. De Quatrefages, qui a étudié cette Ophélie à Arcachon, la prend pour l'*Ophelia bicornis* de Savigny (La Rochelle) [Quatrefages. Note sur quelques animaux invertébrés du bassin d'Arcachon, *Comptes rendus de l'Association française pour l'avancement des Sciences, session de Bordeaux*, 1872, pages 653-656].

Pour J.-V. Carus l'*Ophelia radiata* Clap. et l'*Ophelia bicornis* Delle Chiaje ne sont qu'un seul et même être [Carus. Prodromus faunæ medit., p. 260]. Il nous semble aussi que les deux dénominations sont synonymes. Dans ce cas la priorité appartiendrait au nom imposé par Savigny et c'est probablement ce motif qui a déterminé de Quatrefages dans son choix.

Ces éléments se distinguent de tous les autres corps flottant dans le liquide périviscéral par un axe vivement coloré en brun foncé, quelquefois même complètement noir.

Sur les deux côtés de cet axe se voit le corps protoplasmique divisé en deux lobes latéraux, ordinairement inégaux et portant à leurs bords extérieurs des pseudopodes rayonnants. Leur forme générale est définie, et leur constitution est monaxique, à axe principal perpendiculaire à celui du bâtonnet, de sorte qu'un plan passant par cet axe diviserait le corps en deux portions symétriques.

Dans le présent travail nous étudierons d'abord les amibocytes vrais, puis nous décrirons les éléments particuliers dont nous nous occupons, en commençant par le corps protoplasmique, son noyau et ses pseudopodes, en continuant par l'axe, et enfin nous terminerons par l'histoire des phénomènes évolutifs si particuliers de ces éléments.

Corpuscules lymphatiques.

Le fait qui domine tout dans l'interprétation des différents auteurs qui nous ont précédés est que les amibocytes sont la source d'où dérivent les éléments à bâtonnets de telle sorte qu'ils puissent être considérés comme des éléments jeunes de ceux-ci, susceptibles soit de se transformer, soit de rester à leur état normal.

Les conditions dans lesquelles s'opérerait cette évolution dans deux sens différents ont été laissées dans l'ombre la plus profonde et nul n'a même essayé d'y apporter le moindre éclaircissement.

Si donc les observations précises sur lesquelles on a basé cette interprétation sont justes, il restera toujours un point important à élucider. Comme, dans ce qui suit, il nous sera possible de démontrer péremptoirement que les observations qui ont servi de base à cette manière de voir ne sauraient résister à une analyse approfondie, nous aurons donc deux raisons importantes pour étayer nos vues, d'après lesquelles il n'y aurait aucun rapport de parenté, ni direct, ni indirect, entre les amibocytes et les éléments à bâtonnets.

La constitution des *véritables* amibocytes, nous insistons sur ce qualificatif, est assez typique pour que, sans le concours d'aucune autre observation, on puisse les différencier de tout autre corps.

Leur dimension varie de 2 μ à 35 ou 40 μ et plus; leur état normal, qui peut être qualifié d'adulte, est caractérisé par des dimensions de 15 à 16 μ. Leur protoplasma possède une constitution toute spéciale. A première vue on y voit une masse fondamentale très granuleuse, sans distinction en endoplasma et ectoplasma, dans laquelle se trouvent réparties une foule de vacuoles, d'aspect vésiculaire, arrondies et séparées les unes des autres par du protoplasma abondant, réfringent et granuleux. Les vacuoles périphériques font plus ou moins saillie à la surface, et du point culminant de leur partie bombée saillissent des pseudopodes fins assez courts, quelque peu coniques et généralement courbés en arc. Ce n'est pas là la seule variété de pseudo-

podes qui s'observent sur ces éléments. Il en est qui montrent une tendance à la bifurcation ou même à une ramification beaucoup plus abondante de façon à constituer de véritables ensembles arborescents dont les ramifications sont d'une extrême finesse. Une autre variété se présente sous l'aspect de longues lanières granuleuses fines, d'aspect contractile, assez épaisses à la base et se terminant en pointes ténues qui, très souvent, se rétractent d'une manière particulière et prennent un aspect en tire-bouchon. Ceux-ci se trouvent seulement à la bordure de ces corpuscules aplatis, en nombre variable, un, deux, trois, rarement plus. La répartition de ces prolongements varie quelque peu avec l'âge. Chez les très petits amibocytes (1 à 3 μ) ils se trouvent principalement placés à un pôle du corps, opposé au point où se trouvent les noyaux. A mesure que l'on considère des individus plus avancés en âge, leur production se généralise et les éléments normaux en présentent sur toute la périphérie de leur corps arrondi et aplati en forme de galette.

Au sein de leur masse se voit un petit noyau pourvu d'un gros nucléole, qui paraît être l'origine d'un réseau nucléaire. Ce noyau est entouré d'une membrane à contours fort nets et bien arrondis ; il présente la particularité remarquable de se montrer dans tous les éléments, quel que soit leur âge, avec des dimensions à peu près identiques, de telle sorte que les individus de 2 à 3 μ apparaissent avec un noyau qui, relativement à leur faible masse, est énorme alors que les individus plus avancés, de 30 à 40 μ par exemple, ont une masse beaucoup plus considérable relativement à leurs noyaux. Il y a là un manque de précision dans le groupement énergidique unissant le noyau au protoplasma, bien en rapport avec l'ensemble des phénomènes que nous avons constatés dans le cours de nos recherches sur tous les éléments vivants dans la cavité générale des êtres. — Dans ces milieux où les conditions ambiantes sont presque invariablement favorables et où toute lutte pour l'existence est plus ou moins complètement atténuée, l'on remarque, comme du reste chez les parasites en général, une perte progressive des qualités ataviques, se manifestant le plus souvent par une dégradation et d'autres fois par la production de processus anormaux por-

tant principalement sur les phénomènes reproducteurs qui, eux, prennent des caractères nouveaux, remarquables par une sorte de relâchement et d'extension sur lesquels nous aurons à revenir dans le cours de ce travail.

La grande masse des amibocytes est uninucléée; mais quelquefois aussi on trouve des individus à deux et rarement un plus grand nombre de noyaux, phénomènes qui pourraient être interprétés comme ayant une relation avec une division prochaine, sans que toutefois il nous ait été possible de le constater par l'observation. Nous nous bornerons donc à signaler un phénomène de multiplication nucléaire en dehors de toute autre constatation.

Au point de vue des phénomènes d'excrétion, les corpuscules lymphatiques ne paraissent pas être sans jouer un rôle nettement et directement constatable.

En effet, ils renferment souvent en leur région centrale des granulations colorées, jaunâtres, brunâtres ou verdâtres et de formes irrégulières. Ces granulations sont formées des principes de la série xanthique, de la guanine très probablement, et constituent donc des produits d'excrétion nets et, si l'on veut, du chloragogène; alors que, chez certains individus, ces granulations forment une accumulation quelquefois abondante, elles peuvent être plus ou moins rares chez d'autres. Il va sans dire qu'il ne saurait y avoir aucune espèce de rapprochement entre ces granulations irrégulières et les globules chitineux dont il sera question plus loin.

Étude des éléments a batonnets.

Corps protoplasmique.

Si les amibocytes ont une forme généralement ovalaire, aplatie en forme de galette, nous trouvons ici une constitution notablement différente. La forme du corps protoplasmique est celle d'une lamelle aplatie de haut en bas, mais divisée en deux lobes inégaux par l'axe qui le traverse.

De ces lobes inégaux celui qui se trouve placé du côté de la

concavité de l'axe est généralement le plus grand, de telle sorte que cette baguette ne divise donc pas l'être en deux moitiés symétriques et égales, et le seul plan qui divise symétriquement le corps est perpendiculaire au milieu de l'axe.

En coupe verticale, le corps protoplasmique a une constitution pyramidale surbaissée, de telle manière qu'il présente une base aplatie, rappelant une sorte de sole et un sommet très peu élevé correspondant à une arête transversale et supérieure près de laquelle se trouve logé l'axe squelettique, qui est ainsi placé près de la surface supérieure du disque protoplasmique.

A l'état jeune, lorsque l'axe est très petit et très mince, le protoplasma l'entoure de toutes parts, de façon qu'il s'y trouve entièrement plongé. Par les progrès du développement, il s'allonge et entraîne de chaque côté le protoplasma, de manière à communiquer à l'ensemble une conformation plus ou moins losangique. Il peut même arriver quelquefois, lorsque ce processus est poussé à l'extrême, que les bouts de l'axe finissent par percer entièrement le protoplasma qui les entourait, quoique dans la règle cette substance s'étende jusqu'aux extrémités où elle forme une couche mince.

A partir de ces bouts, on la voit s'épaissir progressivement, et s'étaler à mesure que l'on considère un point plus rapproché de l'axe de symétrie.

Elle forme ainsi une expansion membraneuse et large de chaque côté du bâtonnet sombre.

Mais dans les cas où les extrémités du bâtonnet traversent l'extrémité de la lame protoplasmique, ils sont toujours recouverts par une mince pellicule hyaline qui de là s'étend sur tout le reste du corps, auquel elle forme une enveloppe cuticulaire générale.

A l'état jeune, le protoplasma présente un aspect compact, finement granuleux, s'étendant à toute sa masse, même aux pseudopodes, sans qu'on puisse rien constater qui rappelle une différenciation en ectoplasma et endoplasma.

Les amibocytes vrais, à tout âge, présentent toujours et dans toute leur masse des vacuoles d'aspect vésiculaire, plus ou moins grandes. Ici, par les progrès du développement, la sub-

stance protoplasmique acquiert une structure spéciale, très nette, très visible, qui ne saurait échapper à l'examen le plus superficiel.

Elle se montre constituée par la réunion d'une foule d'aréoles délimitées par une substance dense et remplies d'un liquide clair. Ces sortes de grands alvéoles sont intimement unis, rendus polygonaux par pression réciproque et semblent constituer entièrement le protoplasma dans sa région externe, sans l'interposition, comme cela arrive dans les amibocytes, de protoplasma granuleux, de telle sorte que l'ensemble de la région périphérique du protoplasma se montre sous l'aspect d'un réseau à grandes mailles polygonales.

Dans cette couche corticale, la substance protoplasmique dense ne forme plus guère que de minces cloisons de séparation délimitant de petites cavités. Les alvéoles externes sont un peu bombés à leur face périphérique, tandis que tous les autres sont, ainsi que nous venons de le dire, polygonaux par pression réciproque.

L'ensemble ainsi constitué est un complexe alvéolaire en plusieurs couches superposées. Les parois de ces gros alvéoles sont sans doute douées d'une certaine consistance rigide, puisque la couche corticale conserve à l'être une forme fixe.

Il existe ainsi une couche périphérique nettement différenciée, entourant la masse interne et pouvant être comparée à un ectoplasma à grosses aréoles recouvrant un endoplasma plus compact.

Le règne animal n'est pas sans présenter des exemples d'une pareille disposition et le groupe des Rhizopodes ne nous donne que l'embarras du choix pour en citer de plus ou moins identiques.

A mesure que l'on considère une région plus interne, les alvéoles protoplasmiques se rétrécissent, deviennent de plus en plus petits, pour arriver à être d'une excessive finesse près de l'axe, à devenir pour ainsi dire punctiformes, de telle sorte que cette région, qui est plus épaisse, est aussi plus sombre et plus finement pointillée.

Dans la règle, il semble qu'il existe une transition absolument progressive entre la région périphérique à gros éléments et la

partie centrale, compacte ; cependant, chez les individus séniles, vers la fin de la période reproductrice, une limite nette s'établit entre la zone extérieure écumeuse et la zone intérieure à fine structure.

Cet aspect présente une analogie apparente avec ce qui se voit chez une foule de Radiolaires ou certains Héliozoaires. L'*Actinosphærium*, par exemple, présente un endoplasma montrant des vacuoles plus petites et plus nombreuses que celles de l'ectoplasma. Elles sont moins régulièrement rangées, à parois intermédiaires plus épaisses ; enfin ces éléments sont aplatis par pression réciproque de manière à prendre une configuration polygonale.

L'endoplasma de nos éléments forme le plus souvent une masse centrale piriforme, allongée transversalement, entourée de toutes parts par l'ectoplasma et traversée entièrement par l'axe.

Ainsi, chez les jeunes individus, le corps tout entier présente la structure de l'endoplasma, c'est-à-dire qu'il est finement pointillé et constitué par de très petits alvéoles, entourés de couches protoplasmiques relativement épaisses.

Par les progrès du développement, les alvéoles de la région périphérique s'agrandissent, deviennent ainsi plus nets et l'épaisseur relative de leur paroi diminue. C'est là un processus qui se continue pendant toute l'existence et qui peut même être invoqué jusqu'à un certain point contre toute interprétation d'après laquelle on voudrait effectivement distinguer un endoplasma et un ectoplasma.

En effet, pendant cette transformation, lorsque le développement individuel est absolument complet, la région finement vacuolaire est excessivement restreinte.

A la périphérie du corps existe une fine cuticule dont l'existence est d'une constatation exceptionnellement difficile et praticable seulement dans des conditions spécialement favorables. Nous avons notamment cité plus haut l'exemple d'un cas où l'axe avait percé l'extrémité du corps protoplasmique, mais en entraînant la cuticule et en la séparant de la substance sous-jacente. Nous avons pu la voir ainsi avec une netteté indubi-

table coiffant en quelque sorte le bout et retombant de chaque côté en formant des plis longitudinaux pour aller s'appliquer sur le protoplasma du corps avec lequel elle se confond si intimement qu'il devient généralement presque impossible de la percevoir.

Il se pourrait que la structure périphérique alvéolaire si développée du protoplasma soit en relation directe avec le mode de nutrition par imbibition aux dépens du liquide cavitaire. Le liquide nutritif, d'une abondance hors de proportion avec les besoins de l'élément, s'accumulerait dans les alvéoles, qui joueraient ainsi le rôle d'organes nourriciers, conformément, du reste, à ce qui se remarque chez les Radiolaires et contrairement à ce qui se passe dans la généralité des Protozoaires, chez lesquels la digestion se fait toujours dans la substance endoplasmique du corps.

D'après ce qui précède, la constitution de ce corps protoplasmique diffère profondément, tant par ses caractères histologiques que par ses caractères évolutifs, de ce qui peut se voir chez les amibocytes. En ajoutant à cela le fait que les plus petits de nos éléments particuliers sont plus minimes que les amibocytes les plus jeunes, de telle sorte qu'il est matériellement impossible de faire de ceux-ci des éléments souches dont les premiers seraient dérivés par une évolution particulière, et en constatant que la masse protoplasmique de ces jeunes éléments est bien peu considérable comparativement à celle des jeunes corpuscules lymphatiques, nous avons déjà une preuve réelle et palpable que les idées de nos prédécesseurs sur la parenté de ces deux sortes de corps ne répondent pas à la réalité des faits.

Ajoutons que le corps protoplasmique des jeunes individus présente une variabilité relative de leur masse qui frappe et attire l'attention ; les uns ne possédant à peine qu'un petit grumeau de substance vivante, alors que les autres en présentent un amas beaucoup plus volumineux. C'est là encore un de ces faits de perturbation énergidique que nous attribuons à l'influence de la vie parasitaire.

Un examen microscopique attentif laisse voir dans certains

cas, près de l'axe, des granulations spéciales en nombre assez inconstant. Ce sont des corpuscules très réfringents, de dimensions variant depuis les limites extrêmes de la vision jusqu'à une taille de 4 à 5 μ. Ils ont l'aspect de concrétions à teinte généralement un peu sombre tirant sur le brun jaunâtre et à contours nets. Leurs formes sont diverses, irrégulières ou en tablettes, se rapprochant de la forme cristalline rhombique. Les acides concentrés les dissolvent, mais les acides faibles et l'alcool sont sans action sur eux. L'hématoxyline additionnée d'un peu d'acide chromique leur fait acquérir une teinte bleu foncé.

Ce ne sont pas là des matières grasses, et, en général, les globules d'apparence graisseuse paraissent manquer. Ces granules sont probablement de nature excrétoire, analogues à ce qui se voit chez certains Protozoaires, notamment les Rhizopodes, ou même chez quelques Infusoires, chez lesquels ils ont été bien étudiés. Ce sont là des cristallicules, disposés en touffe, à la manière de ceux de l'acide oxalique, d'où il semble probable que ce sont des oxalates. **Entz**, qui les a étudiés chez les Rhizopodes d'eau douce, les prend pour des urates. En général, leur siège parait être l'endoplasma, tandis que l'ectoplasma semble en être toujours dépourvu.

Pseudopodes.

Le bord extrême des deux lobes protoplasmiques, séparés par l'axe, et qui constituent cet élément présente dans une certaine partie de son étendue des pseudopodes rayonnants pouvant atteindre souvent jusqu'à deux fois la longueur du corps. Pour bien voir ces appendices, il est absolument indispensable, non seulement d'examiner des éléments bien frais, non altérés, c'est-à-dire aussi vite que possible après leur extraction du corps de l'Ophélie, mais encore de les prendre dans des animaux bien vivants et bien frais eux-mêmes, car ils s'altèrent avec une rapidité très grande aussitôt que la santé de leur hôte subit les moindres atteintes.

Toutes les figures de notre planche ayant été faites d'après

des préparations fixées, où les pseudopodes sont plus ou moins altérés, ne les représentent pas en général tels qu'ils sont à l'état vivant.

Les pseudopodes sont très délicats; ils se détruisent et disparaissent fréquemment avec une très grande rapidité dans les préparations. Il est presque impossible de les fixer de façon à obtenir des préparations permanentes. Leur destruction est le plus souvent précédée d'une rétraction qui les rend piriformes; puis leur substance devient granuleuse et elle finit par se fondre et disparaître. Dans quelques cas, la rétraction n'a pas lieu et les pseudopodes altérés s'élargissent en vastes expansions membraneuses d'un aspect complètement anhiste.

La forme de ces pseudopodes est celle de lanières allongées et aplaties de haut en bas, rarement cylindriques. Ils sont toujours terminés en pointes mousses, quelquefois même plus renflés qu'à la base; et jamais ils ne se terminent en pointes fines ou ne se disposent en spirale, comme cela est fréquent chez les amibocytes. Chez les jeunes individus, leur forme se rapproche souvent des pseudopodes lobés, et ce même fait peut être observé quelquefois chez les individus arrivés à l'un des derniers stades de leur période sénile. Dans ce cas on observe souvent aussi des pseudopodes triangulaires ou falciformes d'un aspect tout à fait caractéristique.

Leur nombre n'est pas en rapport direct avec les dimensions de l'élément; il est fort variable suivant les individus examinés et souvent très considérable. Nous avons pu en compter dans quelques cas plus de soixante. Ce nombre varie surtout suivant l'âge des individus. Peu nombreux chez les jeunes, avec une structure compacte, analogue à celle du protoplasma du corps. de nouveaux appendices poussent à mesure que l'élément avance dans son évolution, et ceci, en même temps que le protoplasma devient plus alvéolaire, sans que chez eux la transformation soit aussi considérable.

La manière dont ils sont insérés est caractéristique : ils ne rayonnent pas sur toute la surface, mais sont situés dans le plan même de l'élément et disposés en deux groupes latéraux qui couvrent généralement les deux régions moyennes de chaque

lobe protoplasmique. Ceux qui sont insérés sur le lobe le plus considérable, situé le plus souvent du côté de la concavité de l'axe, sont plus grands et plus nombreux. Ce sont là des irrégularités de disposition qui rappellent des faits analogues de l'insertion des pseudopodes de certains Radiolaires et Rhizopodes.

La structure des pseudopodes normaux rappelle celle du protoplasma, c'est-à-dire qu'on y perçoit de grands alvéoles plus ou moins irrégulièrement polygonaux, mais à parois plus épaisses ici et à cavité plus restreinte. Jamais ces pseudopodes ne présentent rien qui puisse être comparé à un squelette axial, ni à des transports de granules. Ils ne sont pas absolument droits et fins, en rayons comme cela se voit chez les Radiolaires ou les Héliozoaires; leurs caractères sont plutôt intermédiaires entre ceux-ci et les pseudopodes ordinaires des Rhizopodes; leur extrémité est obtuse et leur diamètre assez considérable; de plus, ils semblent doués d'une certaine rigidité correspondant à la consistance du protoplasma de l'élément. Cependant, on sait que, en règle générale, plus un protoplasma est consistant, plus les pseudopodes qu'il produit sont longs et fins. Ici, cette règle est un peu en défaut, car ces pseudopodes présentent une épaisseur très appréciable. Ils ne sont pas toujours simples; fréquemment on les voit bi ou même trifurqués, quelquefois aussi ils présentent des anastomoses à leur base.

La manière dont ces pseudopodes s'insèrent sur le corps protoplasmique peut donner lieu à diverses remarques. Le plus ordinairement ils sont implantés directement sur le corps avec la substance duquel ils sont en continuité absolue. Dans ces cas, il est probable que la cuticule se continue à leur surface pour leur constituer une enveloppe. Dans d'autres cas, les pseudopodes peuvent partir d'une zone d'un aspect spécial. A la limite du corps constitué par de grosses aréoles, nous avons vu dans plusieurs préparations des individus montrant une région finement pointillée qui se transforme progressivement vers la périphérie en du protoplasma plus alvéolaire; c'est là que sont implantés les pseudopodes. Il peut même arriver que cette zone fine soit séparée du protoplasma de l'élément par une ligne

claire, sorte de déchirure, due à des contractions énergiques. Ce cas se rencontre assez souvent pour permettre d'écarter l'idée d'accidents tout à fait exceptionnels.

La zone à pseudopodes est principalement développée du côté du grand lobe et présente une tendance assez marquée à se séparer du reste du corps. Elle doit, peut-être, être considérée comme due à la coalescence de la base des pseudopodes, et en effet, elle paraît souvent ne pas être autre chose.

Les pseudopodes semblent être plus ou moins rigides. On ne les voit pas se former en un point pour rentrer plus ou moins facilement et pousser de nouveau en d'autres; ce sont des organes à peu près définis constituant un passage vers des parties permanentes analogues, comme certains flagellums. Du reste, on peut arriver à constater des contractions lentes, mais qui n'aboutissent pas à la rétraction; ils se raccourcissent, s'épaississent, prennent un aspect piriforme et leur constitution varie aussi entre l'aspect de lanières longues et minces, jusqu'à celui de masses courtes, compactes, en forme de poils. C'est là un véritable mouvement, mais qui n'est pas le seul qu'ils possèdent. A l'état d'extension, on peut arriver à observer un mouvement un peu tremblottant de côté et d'autre, surtout localisé à l'extrémité, mouvement pendulaire qui se produit à peu près simultanément chez tous, de telle sorte que la totalité du faisceau oscille dans le même sens. Ce mouvement ne s'exécute pas toujours dans le même plan et ces pseudopodes peuvent décrire une sorte de courbe. Au point de vue de leur résultat, ces oscillations des pseudopodes aboutissent à un déplacement lent et vacillant du corps, transportant celui-ci dans la direction du grand lobe. Ce sont d'ailleurs les pseudopodes de ce dernier qui paraissent posséder cette mobilité au degré le plus considérable, sinon presque exclusivement. Cette locomotion rudimentaire paraît d'une utilité douteuse.

L'énumération de ces mouvements de contraction sera terminée si nous ajoutons que tout le long des pseudopodes l'on voit quelquefois se produire de fort lentes contractions à déplacement péristaltique.

Noyau.

Au sein du corps protoplasmique se trouve un noyau d'aspect vésiculaire dont les dimensions moyennes sont de cinq et demi ou six divisions de longueur sur trois et demi ou quatre de largeur au micromètre oculaire (Leitz, oc.1, ob. 9). Cet élément apparaît sous la forme d'une petite vésicule claire, ovale, allongée généralement dans la direction de l'axe et dont les dimensions sont assez variables, contrairement à celles du noyau des amibocytes, qui sont identiques quel que soit le volume de l'élément et qui, du reste, apparaît toujours à peu près arrondi. Il est plus facilement colorable par les réactifs que le protoplasma, quoique moins aisément que le bâtonnet central.

La constitution en est fort simple. On y distingue une couche périphérique assez nette, d'aspect membraneux, entourant un espace rempli d'une substance claire et probablement fluide, et contenant un corpuscule, sorte de nucléole, qui peut paraître compact ou qui présente lui-même une constitution complexe. Dans ce cas, il peut avoir également un aspect vésiculaire et présenter un corps central compact, relié à une paroi membraneuse par des prolongements radiaires plus ou moins irréguliers. Du reste, entre le corps nucléolaire et l'enveloppe générale du noyau se voient aussi, dans bien des cas, des prolongements radiaires, très fins et anastomosés en réseau. C'est chez les jeunes individus que cet élément nucléaire s'observe le plus aisément, alors que chez l'adulte il est plus difficile à déceler. Cependant l'action prolongée des réactifs colorants finit par le montrer chez tous. Son siège n'est pas bien déterminé. Il se trouve généralement dans l'endoplasma du côté de la concavité de l'axe, dans des situations d'ailleurs fort variables.

En général, il touche à la zone claire du bâtonnet. Le noyau des jeunes est ordinairement une simple vésicule plus ou moins arrondie, et chez les adultes il semble quelquefois présenter de fins prolongements rayonnant de sa périphérie. Chez les individus qui ne sont pas en voie de reproduction il est *unique*. En d'autres cas il est multiple et il existe souvent deux, trois, quatre et même plus de corpuscules analogues, et ceux-ci sont

à peu près semblables au noyau unique. Ils résultent de la division de celui-ci qui s'allonge et s'étrangle par le milieu. En effet, si, à l'état de repos, le nucléole est unique, chez les individus en voie de prolifération on trouve souvent des noyaux à nucléole allongé ou même divisé complètement en deux. Cette division nucléolaire est le prélude d'un allongement du noyau qui, en fin de compte, se partage lui-même en deux.

Cette multiplication nucléaire présente des aspects assez variés et si, le plus souvent, ses produits sont égaux, il se peut aussi qu'elle aboutisse à la formation de nucléoles inégaux, l'un étant nettement plus petit que l'autre, ou même de noyaux dissemblables.

Cette multiplication nucléaire paraît coexister et suivre, quoique non fidèlement, les faits de bourgeonnement de l'axe, dont il sera question plus loin, et, du moins théoriquement, chaque bourgeon de cet axe serait accompagné d'un noyau. En réalité, il n'en est pas ainsi et la multiplication nucléaire comparée aux autres phénomènes de bourgeonnement présente des indices d'un certain alanguissement, le synchronisme de ces faits étant généralement détruit au préjudice de l'activité nucléaire.

Dans tous ces faits de reproduction, on constate des tendances à des altérations plus ou moins nettes du processus, tendances qui portent du reste sur la presque totalité des phénomènes de la vie des éléments contenus dans des milieux analogues et que nous avons trouvées dans bien d'autres cas. Il est probable que, par la suite de l'évolution, la multiplication nucléaire arrive au degré nécessaire pour que chacun des bourgeons dont nous aurons à parler plus loin soit muni d'un noyau, fait qui paraît peu discutable devant la constatation que tous les individus de nouvelle formation sont pourvus chacun d'un noyau.

Axe interne.

La particularité qui frappe le plus vivement à un examen même superficiel de nos éléments, c'est la présence d'un axe brun, en forme de bâtonnet allongé, rarement bien rectiligne, mais présentant le plus souvent un coude dans sa région médiane,

quoique dans beaucoup de cas il soit d'une rectitude absolue. En général, l'axe théorique longitudinal de cette baguette n'est pas un axe de symétrie, ce qui ressort déjà de l'inégalité des deux lobes protoplasmiques que l'on trouve de chaque côté de cette sorte de squelette, et l'élément ne présente réellement une symétrie bilatérale que par rapport à un plan perpendiculaire à celui-ci.

Les deux extrémités sont renflées et présentent une coloration d'autant moins intense que l'on considère un point plus rapproché de l'extrémité; là, la teinte devient très claire, souvent presque nulle. Aplati de haut en bas, il présente quelquefois des dimensions assez considérables pour être visible à l'œil nu, nous en avons vu plusieurs exemplaires de quatre dixièmes de millimètre.

Les renflements des extrémités de l'axe ne sont pas très réguliers; dans la règle, on y remarque des étranglements transversaux, successifs, deux, trois ou plus, dont la signification sera établie plus loin.

L'extrémité est souvent arrondie, d'autrefois plus irrégulière, et peut rappeler par son aspect l'apparence d'un faisceau d'axes secondaires unis à la manière d'un peigne ou d'un pinceau; enfin, il peut représenter les figures les plus diverses, être bifurqué, trifurqué, etc.

La nature chimique de l'axe qui nous occupe ici est hors de doute. Elle est indiquée aussi bien par son simple aspect que par ses réactions microchimiques. C'est là une substance de nature chitinoïde, analogue à celle de la capsule centrale des Radiolaires et de la coque d'un grand nombre de Rhizopodes.

Les recherches de **Zander** (Réactions de la chitine avec l'iode, *Zoologisches Centralblatt*, 20 septembre 1897) nous ont appris qu'on peut distinguer deux sortes de chitines d'une façon fort nette par leurs réactions microchimiques, variétés qui, du reste, sont différenciées par leur structure même. L'une d'elles, la chitine pure, est caractérisée par la présence de couches concentriques que l'on peut comparer jusqu'à un certain point, comme aspect, aux couches analogues des grains d'amidon.

L'axe ne présente aucune des réactions de la murexine ou de

la guanine; il est insoluble dans l'eau chaude, la potasse caustique, dans une dissolution d'azotate de plomb; la murexine et la guanine sont insolubles dans l'eau à la température ordinaire, l'alcool et l'éther (la murexine est soluble dans l'eau chaude), mais elles se dissolvent dans les acides et dans la potasse.

La substance de nos bâtonnets ne possède jamais aucune des colorations que certains réactifs font acquérir à ces matières d'excrétion. La chitine est une substance azotée qui offre la plus grande résistance à l'action des réactifs.

Notre axe résiste à l'action des acides étendus et à celle des alcalis même bouillants. On peut arriver à le dissoudre par l'eau de Javel bouillante, par exemple, mais toujours le dissolvant l'altère. La chitine ordinaire est dissoute par les acides minéraux concentrés et bouillants, tels que l'acide sulfurique et l'acide azotique. La même action s'exerce sur cet axe avec cette différence qu'elle est plus lente. La nature est donc bien chitinoïde, mais c'est là une chitine pure spéciale, se rapprochant plus de la substance protoplasmique, car le vert de méthyle lui communique une coloration intense, ainsi que, du reste, différents autres réactifs, colorants ordinaires du noyau.

Conformément aux résultats de Zander, l'axe dont nous nous occupons ici présente la réaction de la chitine typique et ceci d'une manière qui n'est pas douteuse.

Nous pouvons résumer en peu de mots les réactions microchimiques de l'axe interne de nos éléments : ils sont insolubles dans l'eau chaude, de même que dans l'ammoniaque concentré et bouillant; ils sont également insolubles dans l'acide chlorhydrique même concentré et bouillant; dans l'acide nitrique étendu même à chaud et enfin dans la potasse, mais si l'on prolonge l'action longtemps, il se produit une décoloration qui peut devenir complète et qui est d'un précieux secours pour l'étude de la constitution interne de ces éléments.

L'eau de Javel chaude gonfle d'abord fortement ces bâtonnets, puis finalement les désagrège et les fait disparaître.

L'acide azotique concentré et bouillant les dissout totalement si l'on prolonge son action assez longtemps.

Ce sont bien là des caractères microchimiques typiques de la chitine pure.

Les composés de la série xanthique réagissent de tout autre façon.

Mais, chose assez curieuse, cet axe qui, comme on le voit, est bien constitué par de la chitine pure, réagit vis-à-vis des colorants nucléaires exactement comme la nucléine, dont cependant il n'a aucune propriété microchimique.

C'est donc bien à de la chitine que nous avons affaire, mais à une chitine particulièrement vivante, comme le démontrent à la fois sa réaction sur les colorants nucléaires et son activité particulières.

Traité par la potasse bouillante qui le décolore ou l'acide sulfurique qui en éclaircit la teinte, sa structure se voit d'une façon particulièrement aisée. On y perçoit des lignes concentriques qui rappellent les grains d'amidon, mais d'une façon bien plus nette, en quelque sorte, plus positive. Des lignes parallèles sillonnent transversalement l'axe à ses deux bouts : ces lignes sont courbes et semblent se rabattre sur les bords pour devenir parallèles aux faces latérales. C'est principalement aux extrémités renflées que ces lignes se voient aisément. Dans la région médiane, et même jusqu'au niveau des deux tiers de la longueur de chaque bout à partir du centre, la coloration foncée est un obstacle assez puissant pour rendre cette constatation difficile, mais les réactifs décolorants dont il a été question plus haut permettent de retrouver à peu près partout cette constitution typique.

Un fait qui frappe tout d'abord est que cet axe présente deux zones principales de teinte différente : une zone extérieure, mince et claire, d'un diamètre d'environ 1 à 2 μ, et une zone interne qui forme la grande masse de l'axe. La zone extérieure claire semble se confondre insensiblement avec les extrémités également claires de l'axe. Tel est l'apect de ces bâtonnets examinés à de faibles grossissements. Mais, à des grossissements considérables, la zone extérieure incolore présente une striation longitudinale d'une extrême délicatesse et plus difficile à constater que celle qui se voit à la surface des

grains d'amidon. Elle semble donc formée de couches concentriques de densité différente, alternativement sombres et claires, emboîtées l'une dans l'autre. Ces couches fines et claires passent insensiblement aux couches longitudinales plus nettes de la partie brune interne, et avec les forts objectifs l'on ne perçoit plus la distinction facile entre les deux zones, claire et sombre, qui se manifestent aux faibles grossissements. Cependant, sous le rapport de la coloration, on peut à peu près distinguer à ces forts grossissements trois assises principales : une externe incolore, une moyenne brune et une profonde de couleur foncée et de beaucoup plus épaisse.

Il existe donc dans notre axe des couches transversales et des couches longitudinales. Les rapports qui réunissent ces différentes couches entre elles sont difficiles à établir. Nous avons dit que la zone périphérique incolore se confond avec la substance claire qui se trouve aux bouts renflés. Cette zone latérale est formée de couches longitudinales ; les bouts à la constitution desquels elles prend une si grande part présentent des couches transversales. En suivant attentivement au microscope chaque strie longitudinale, on voit que, près de sa fin, elle se divise en un certain nombre d'autres lignes analogues, mais transversales, de façon qu'à chaque couche longitudinale correspondent plusieurs couches transversales, disposition qui rend partiellement compte du fait que l'axe, formé de couches l'entourant de toutes parts, n'est pas homaxique, mais allongé dans le sens de ces couches multiples. Aux extrémités, l'on perçoit généralement des lignes transversales plus grosses séparées par des zones d'une épaisseur fort appréciable. Ces espaces correspondent chacun à une simple ligne longitudinale et, non seulement, dans une foule de cas, l'on peut voir là de plus fortes lignes transversales, mais encore la forme extérieure de l'axe en est affectée au point qu'on y voit une véritable série de mamelons successifs correspondant chacun à une de ces zones.

Entre les couches que nous venons de signaler, soit longitudinales, soit transversales, l'étude microscopique approfondie paraît montrer que ces sortes de membranes plus ou moins ondulées sont séparées les unes des autres par d'étroites fentes

remplies de substances plus fluides et reliées entre elles par des trabécules. Cet aspect concorde parfaitement avec la théorie moderne qui a le plus cours sur la structure du protoplasma et

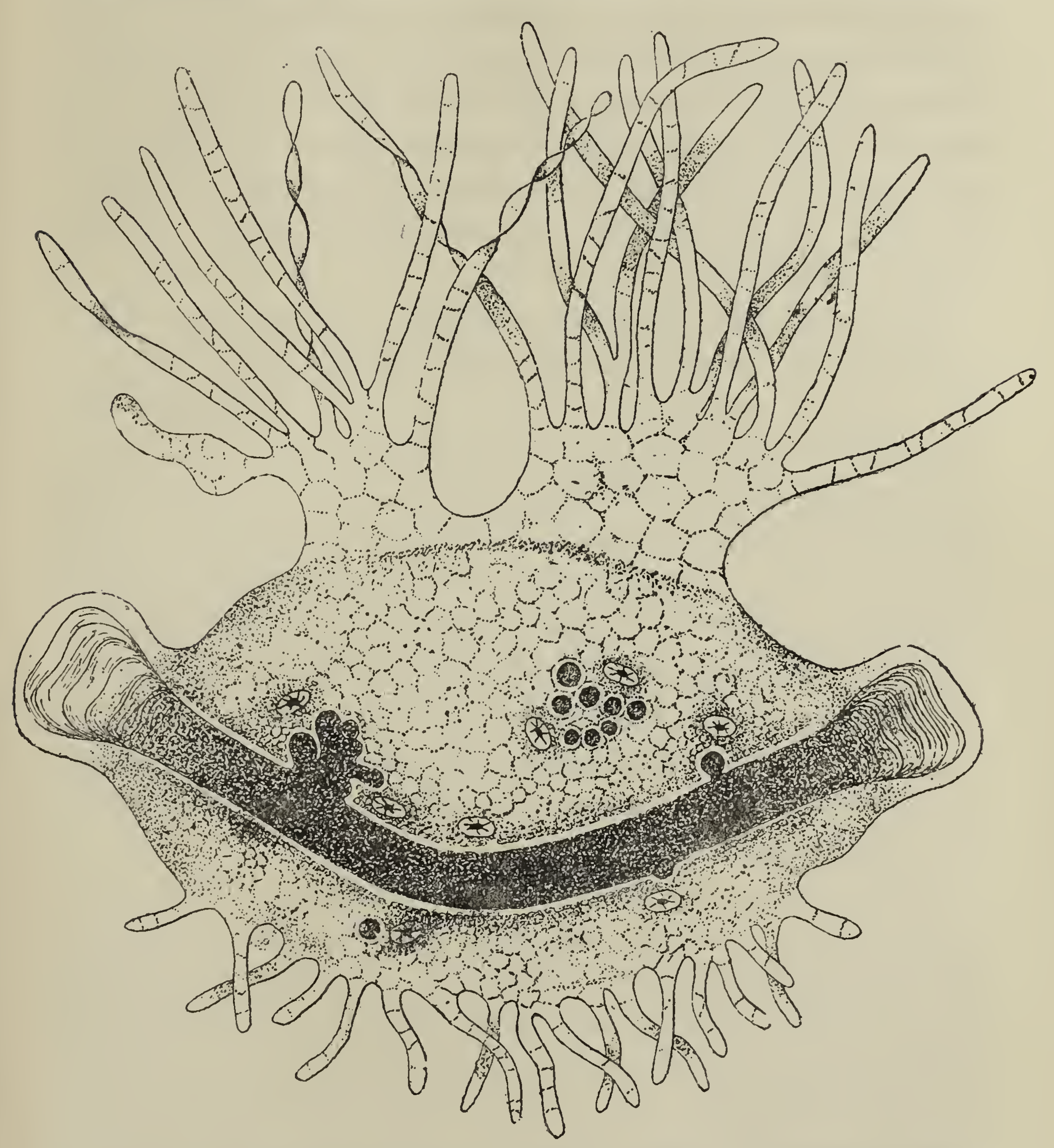


Fig. 1. — Individu adulte montant les zones protoplasmiques avec leurs différents caractères. — L'axe a bourgeonné déjà et bourgeonne encore un certain nombre de corpuscules, tantôt isolés, tantôt réunis en amas et accompagnés de leurs noyaux (demi-schématique).

répondrait à une constitution alvéolaire dans le sens connu de cette dénomination.

Suivant les cas observés, le nombre de couches concentriques est fort variable. Il nous a paru ressortir de nos recherches que, dans le courant du développement, de nouvelles couches se

forment par dédoublement des couches préexistantes. Ainsi aux extrémités où chaque couche longitudinale aboutit à plusieurs couches transversales, cette couche primitive se dédouble progressivement en un certain nombre de couches secondaires qui coiffent l'extrémité, et c'est ce procédé qui est le grand facteur de l'allongement de l'axe. Une couche qui se prépare à se dédoubler devient plus épaisse, puis il apparaît en son milieu une ligne plus claire qui finit par se transformer en la série d'alvéoles irréguliers qui séparent ordinairement les diverses couches entre elles.

Si nous voulions résumer les données qui précèdent, nous pourrions dire qu'il existe des couches longitudinales d'autant plus colorées qu'elles sont situées plus vers l'intérieur, les externes étant à peu près incolores et les internes d'un brun noir; la coloration est graduelle, de manière que les diverses couches passent insensiblement de l'une à l'autre; cependant, on peut distinguer trois zones principales : l'une externe claire, l'autre moyenne brune et la troisième interne noire. Ces couches, à leurs deux extrémités, se dédoublent en un certain nombre de couches transversales qui unissent celles qui sont longitudinales et qui ne sont plus intimement juxtaposées comme celles-ci, mais séparées les unes des autres par des séries de vacuoles, le plus ordinairement rectangulaires.

L'action des réactifs colorants a pour résultat de montrer que le centre de l'axe est plus clair. L'on n'y perçoit plus la moindre trace de couches régulières parallèles; on y voit au contraire une substance granuleuse qui paraît remplir tout l'intérieur, à l'exception peut-être de certains points qui semblent constituer parfois de véritables cavités et avoir l'aspect d'un canalicule central. En un mot, il existe un espace central, interne, allongé, qui ne participe plus à l'organisation générale et qui est peut-être plus ou moins complètement rempli d'un liquide granuleux. La longueur de cet espace plus clair est fort variable. Elle paraît être relativement plus faible chez les individus jeunes. Dans une foule de cas, elle est d'environ un quart de celle de la totalité du bâtonnet. D'après certaines observations, elle gagnerait en longueur avec l'âge et s'étendrait progressivement jusqu'aux extrémités de l'axe.

D'après l'étude qui précède, étant donnée l'évolution régulière de cet axe, sa structure constante et ses dimensions parfaitement définies suivant l'âge, il ne nous semble guère utile de combattre ici l'hypothèse de **Schœppi**, d'après laquelle cet axe est constitué de globules d'excrétion d'abord séparés puis se fusionnant peu à peu. Outre que c'est là un fait d'observation matérielle inexact, le caractère de la fonction excrétrice est de s'exercer constamment et aussi longtemps que l'élément possède une vitalité suffisante. Les dimensions régulières et l'accroissement normal du bâtonnet chitineux ne seraient guère explicables avec ses dimensions primitives infiniment petites et sa limite maxima si régulière, quoique un peu variable suivant les individus.

Du reste, nous indiquerons plus loin la véritable signification des globules chitineux vus par **Schœppi** et qui doivent leur origine à toute autre chose qu'à un dépôt intravacuolaire dans des éléments chargés d'une fonction d'excrétion.

En résumé, aucun argument réellement sérieux ne pourrait être invoqué, pas plus chimique qu'évolutif, en faveur d'un processus excréteur; au contraire, l'ensemble de tout ce qui a été énoncé ci-dessus plaide d'une manière formelle et puissante contre cette manière de voir.

Propagation et évolution.

Lorsqu'on étudie les phénomènes de la reproduction d'un élément habitant un milieu aussi uniformément identique que le liquide de la cavité générale, milieu dans lequel les conditions sont essentiellement favorables à la vie individuelle, en supprimant toute recherche et tout effort pour arriver à la satisfaction des besoins immédiats, on constate en général que ces facilités de la vie ont pour suite un relâchement non seulement des lois primitives de l'évolution, mais même de tous les phénomènes vitaux en général. L'on ne constate plus ces processus réguliers et répandus partout de la même manière.

Ici, c'est la variation individuelle qui s'élève souvent à un point considérable et qui paraît quelquefois primer plus ou

moins les phénomènes fondamentaux. Dans l'étude qui suit, nous aurons à mettre en lumière encore une fois de plus cette action dissolvante de la vie parasitaire qui, dans d'autres cas, aboutit à une simplification ou mieux à une dégradation souvent considérable.

L'ensemble de ces phénomènes reproducteurs de nos éléments porte bien d'un autre côté le cachet particulier caractéristique à la reproduction de tout ce qui vit dans des milieux analogues, soit qu'il s'agisse de parasites, soit d'éléments appartenant à l'être lui-même.

Constatons d'abord que la reproduction par division simple paraît faire défaut ici, ou tout au moins elle est très rare, puisque jamais nous n'avons pu constater un indice quelconque d'un semblable phénomène.

A côté de cette absence de multiplication si généralement répandue dans les éléments sanguins, nous avons à constater ici l'existence d'une multiplication régulière abondante et d'un caractère particulier fort remarquable, processus qui s'observe principalement pendant la saison chaude.

Les faits les plus saillants qui se rapportent à ce phénomène sont des processus particuliers d'une netteté remarquable, aboutissant à la production de bourgeons de l'axe. A la surface de celui-ci se voient de petits mamelons bruns, en nombre variable suivant les individus, la saison et l'âge, mamelons entourés d'une zone claire. Il se peut qu'ils n'en existe pas, alors que d'autres fois ils sont nombreux. Ces protubérances s'allongent peu à peu sous forme de bourgeons; la base par laquelle elles sont fixées sur l'axe se rétrécit, s'étire en pédicule et elles finissent par se détacher et devenir libres dans le protoplasma ambiant. Ce sont alors des corpuscules variables de volume et de coloration, qu'ils soient d'un brun très foncé à peu près noir ou presque incolores, et toujours entourés d'une zone qui devient plus claire progressivement de l'intérieur vers l'extérieur. La couche incolore périphérique est généralement d'une épaisseur très appréciable.

La manière dont se développent ces bourgeons est très délicate à observer. A leur début il semble qu'ils tirent leur point

de départ de l'une des couches longitudinales de l'axe, et c'est le plus souvent l'une des couches brunâtres intermédiaires entre celles qui sont tout à fait noires et les plus claires qui jouent ce rôle.

En un point limité, ces couches s'épaississent, se renflent, et la substance qui constitue ce renflement devient finement granuleuse. C'est là l'origine des bourgeons dont il est question. Par la progression du phénomène une saillie se forme qui s'accuse de plus en plus. Le centre s'assombrit et le tout s'entoure de couches externes plus claires et comme d'une coiffe. Ces épaississements de couches, dans certains cas, se produisent sur une longue étendue, sans aboutir immédiatement à la formation de bourgeons, de manière à figurer des sortes de gaines entourant l'axe.

Tels sont les traits fondamentaux, pour ce qui concerne le bâtonnet axial, des phénomènes que nous avons à indiquer dans ce chapitre.

Bien d'autres remarques sont nécessaires pour donner un tableau suffisamment exact de l'ensemble de ces faits. Les protubérances bourgeonnantes, dont il a été question ci-dessus, se détachent pour constituer finalement des corps libres. Mais les bourgeons ainsi formés ne sont pas toujours simples comme nous l'avons implicitement supposé jusqu'ici; au contraire, ils se montrent le plus souvent fort complexes, constitués par la réunion d'un certain nombre de produits analogues. Les bourgeons, simples d'abord, ne tardent pas à se subdiviser en deux ou plusieurs lobes, qui finissent par se séparer et devenir des corpuscules analogues à ceux dont nous avons parlé plus haut, ou qui restent unis plus ou moins longtemps et se sépareront ultérieurement dans de nouvelles conditions que nous aurons à indiquer plus loin. Cette fragmentation peut même arriver à produire un nombre excessif de ces petits corps et elle peut s'effectuer soit avant la rupture du pédicule unique, soit après que celui-ci s'est détaché. En continuant ainsi, il peut se produire un nombre considérable de ces granules de taille variable, présentant les dimensions ordinaires, ou bien excessivement petits et rappelant par leur aspect de

véritables granulations élémentaires répandues en abondance dans tout ce protoplasma. Du reste, l'aspect général de ces corpuscules présente de grandes variations suivant la couche qui les a produites au début de leur existence autonome. Ils peuvent être presque incolores ou beaucoup plus souvent présenter une teinte foncée et, finalement, ils s'assombrissent tous plus ou moins de telle sorte que, dans la suite des phénomènes dont il sera question ici, l'ensemble de ces corps présente un aspect plus ou moins similaire, au moins pour ce qui est de leur coloration sinon en ce qui concerne leurs dimensions.

Nous avons dit plus haut que, par un phénomène de division directe, le noyau se multiplie de façon que nos éléments deviennent rapidement multinucléaires. Ces phénomènes de division du noyau sont plus ou moins corrélatifs aux faits de bourgeonnement de l'axe que nous venons de signaler; en général ou du moins très souvent, on constate, en face d'un bourgeon naissant, l'existence d'un noyau de nouvelle formation qui paraît sinon jouer un rôle directeur du phénomène, tout au moins évoluer d'une manière synchronique. Toutefois, rappelons immédiatement que ce synchronisme est loin d'être parfait, et que, devant la multiplication extraordinaire des bourgeons de l'axe, l'activité nucléaire reste absolument impuissante. En général, au début de la formation d'un bourgeon, le noyau est présent, mais lorsque celui-là se divise d'une façon plus ou moins considérable, le noyau ne se multiplie pas parallèlement, de telle sorte que l'on voit répandus dans le protoplasma une foule de bourgeons axiaux et un nombre relativement restreint d'éléments nucléaires.

Quoi qu'il en soit, qu'un noyau existe pour chaque corpuscule sombre de nouvelle formation ou qu'il corresponde à des groupes de corps analogues, il semble s'établir au sein de la masse protoplasmique des groupements énergidiques qui sont le point de départ d'un ou plusieurs jeunes individus. Chacun de ces groupements paraît comprendre généralement un noyau et un ou plusieurs bourgeons axiaux, le tout semblant exercer une certaine action sur une couche variable de protoplasma environnant.

Il est à remarquer pour ces groupes nouveaux qui ont émigré à travers le protoplasma du corps qu'on trouve toujours autour des noyaux et des corpuscules chitineux une couche protoplasmique dense. Le résultat ultime de cette évolution est la sortie du groupe nouveau en dehors du corps de l'être souche.

Nous avons observé en différents cas et nous avons pu photographier la manière dont de semblables groupes se séparent de l'élément mère. Arrivés à la limite du corps protoplasmique, ils s'en éloignent progressivement en y restant reliés par des prolongements analogues à des pseudopodes constituant un trait d'union d'un aspect plus ou moins réticulé, tandis que du côté libre de véritables pseudopodes poussent qui rappellent les formes libres dans la cavité générale. Ce phénomène, nous le répétons, ne présente rien d'absolument précis et de parfaitement défini. Il se peut que le corps ainsi rendu libre soit unique et qu'il présente alors le développement nouveau sur lequel nous aurons à revenir.

Le terme ultime de ce processus est la formation de granulations d'une extrême petitesse, résultant en quelque sorte de la pulvérisation des globes centraux, et l'on aboutit à des éléments particuliers d'un aspect caractéristique, soit par leur corps protoplasmique, soit par leurs pseudopodes ou leurs granules internes. Ce sont de petits êtres à pseudopodes rares, allongés en lames plates d'un aspect assez caractéristique et disposés le plus souvent en deux faisceaux opposés de façon à établir une sorte de constitution dipleure. Le corps protoplasmique est réduit à une lamelle minuscule, aplatie, qui, en apparence du moins, ne semble pas devoir posséder un avenir considérable ; ici, en effet, se pose une question à laquelle une réponse précise n'est pas facile à donner. Dans tous les phénomènes de développement d'êtres nouveaux que nous aurons à voir plus loin, nous signalons comme point de départ de l'axe des corpuscules généralement plus gros que les granulations ultimes dont il est question ici. De là, on peut se poser la question de savoir si ce phénomène ne constitue pas une dégénérescence absolue, aboutissant à un anéantissement définitif plutôt qu'un phénomène reproducteur dans l'acception ordinaire de ce terme.

Il se pourrait aussi que, puisque, ainsi que nous le verrons plus loin, de jeunes individus paraissaient pouvoir former, dans certains cas, leur axe par simple condensation protoplasmique, ce phénomène aboutisse à la constitution d'individus dépourvus de matière chitineuse et forcés d'en reformer plus tard par leur seule force.

L'ensemble des phénomènes qui se passent ainsi dans la cavité générale du corps sur des portions détachées d'éléments libres est beaucoup plus rapide en d'autres cas. La rapidité peut être telle que les bourgeons axiaux n'arrivent plus à être libres et se pulvérisent en granules élémentaires à l'intérieur même du protoplasma de l'être. On a alors affaire à des individus séniles, présentant moins nettement les caractères morphologiques relevés plus haut et montrant des déviations dans des sens très divers, tels que : insertions vicieuses des pseudopodes, etc., et nous avons ainsi un nouvel exemple de la variabilité extraordinaire qu'une évolution au sein d'un liquide sanguin peut produire dans le cours d'un long développement.

Si nous voulons résumer les phénomènes reproducteurs qui précèdent, nous pouvons dire que, pendant toute la période de reproduction de ces éléments que l'on peut qualifier d'adulte, mais surtout en été, il se produit à la surface de leur axe des bourgeons simples ou multiples qui se détachent, émigrent en dehors et forment, soit directement, soit d'après de nouvelles divisions, le point de départ d'êtres nouveaux, par un processus à étudier plus loin, ou bien périssent.

Ces phénomènes ont donc pour origine la formation de bourgeons latéraux de l'axe; mais nous avons dit plus haut que la baguette chitineuse était renflée à ses deux bouts et que ces renflements n'étaient pas simples, chacun d'eux étant constitué par deux ou trois nodosités disposées bout à bout, de telle sorte qu'il paraît presque formé dans certains cas par plusieurs grosses sphères soudées et alignées en file. Ces nodosités sont les origines de corpuscules analogues à ceux qui se voient au centre des individus précédemment étudiés, mais ordinairement plus clairs, et, en général, les bourgeons latéraux fournissent des corpuscules sombres, quoiqu'il puisse y en avoir de clairs, tandis

que les extrémités donnent des corpuscules plus clairs. C'est la dernière nodosité qui se détache d'abord, de façon que l'avant-dernière devient terminale ; elle est rejetée à son tour pour être remplacée par la suivante, et pendant ce temps de nouvelles nodosités se constituent qui seront détachées ainsi de la même manière, de telle sorte que nous avons ici une reproduction terminale d'un caractère tout particulier. Ces bouts ne se détachent pas toujours purement et simplement; le plus souvent, surtout quand ils sont gros, avant de se détacher, ils se divisent longitudinalement en fragments secondaires qui se détachent dans un ordre quelconque, tandis que, concuremment, des parties analogues se fusionnent derrière eux. Il est à remarquer que, dans cette période qui se rapproche de l'époque terminale de la vie adulte, ce processus s'opère en même temps que les bourgeons latéraux se constituent, de telle sorte que ces deux phénomènes sont concomitants et semblent constituer les deux termes d'un processus général. Il est à remarquer aussi que, pendant que ces phénomènes se produisent, l'élément vit normalement sans paraître se préparer à une fin plus ou moins prochaine.

Au contraire, il est une troisième et dernière modification de ce phénomène qui paraît intimement liée à la fin de l'individu et qui se remarque plus fréquemment en automne et en hiver. C'est là une modification du bourgeonnement terminal qui prend des caractères bien particuliers. Dans ce processus sénile l'on constate qu'après que l'un des bouts renflés de l'axe s'est séparé pour devenir libre, comme il a été dit plus haut, les extrémités de remplacement ne se forment pas comme de coutume, et alors commence un phénomène spécial qui peut débuter pendant qu'à l'autre bout le processus ordinaire se continue. C'est là encore une nouvelle variation parmi toutes celles que nous avons déjà signalées. L'on voit au bout laissé à nu par le renflement détaché, non plus se constituer une extrémité nouvelle, mais l'axe lui-même se renfler et bourgeonner d'une manière multiple et en apparence absolument insolite. Il s'en détache ainsi progressivement des corpuscules et la région de l'axe qu'ils constituaient ne se reforme plus. Ce processus, se continuant

progressivement vers le centre, tend à transformer peu à peu tout le bâtonnet et à le décomposer en sphères noires qui se multiplient encore plus par la formation de bourgeons secondaires naissant à leur surface. Bientôt l'autre extrémité se détache aussi pour ne plus se reproduire et un phénomène identique se répète là.

Le terme ultime de ce processus est que l'axe entier se transforme en une espèce de morula dont la plupart des corpuscules deviendront libres et seront le centre de nouveaux individus. Il existe donc une sorte de fragmentation de l'axe en portions plus petites correspondant à de nouveaux êtres qui tirent leur origine de la division de l'être souche.

Dans la majorité des cas, ce sont des groupes de corpuscules n'ayant pas encore atteint le terme ultime de leur évolution dissociatrice qui sont ainsi mis en liberté dans la cavité générale. Alors le développement du groupe continue comme s'il faisait encore partie de l'individu primitif, ce qui est manifestement un affaiblissement de l'individualité et de la personnalité de l'élément souche. Les corpuscules centraux continuent à se multiplier et deviennent à leur tour le point de départ de nouveaux individus. Ces masses en voie d'évolution sénile se reconnaissent facilement à leur aspect tout particulier et bien différent de celui des individus nouveaux. On ne distingue plus ici les deux lobes protoplasmiques ordinaires déterminés plus ou moins par la présence de l'axe. A leur place, on voit des individus possédant des prolongements pseudopodiques rayonnant de tous leurs bords circulaires, et ces sortes de corps étoilés présentent un nombre variable de pseudopodes. Les prolongements eux-mêmes changent de caractère, se rapetissent, deviennent soit plus fins, soit plus lobés, se montrent de moins en moins nombreux avec des altérations de leur aspect, dont l'une des plus fréquentes est celle d'une configuration triangulaire allongée, rappelant la forme d'une faux.

Même au sein de la substance de l'élément, le phénomène peut aller plus loin et l'axe primitif peut véritablement se pulvériser. Les derniers vestiges de cette baguette ne sont alors que de fins granules plus clairs qui deviennent peu à peu libres.

On rencontre quelquefois dans les préparations des individus minuscules contenant des granules de ce genre que l'on pourrait prendre pour des jeunes si leurs pseudopodes n'avaient les caractères de la sénilité. Dans certains cas, ces individus paraissent condenser peu à peu leur protoplasma pour finir par se transformer en jeunes êtres analogues aux autres.

Durant toute la suite de ces phénomènes, le corps protoplas-

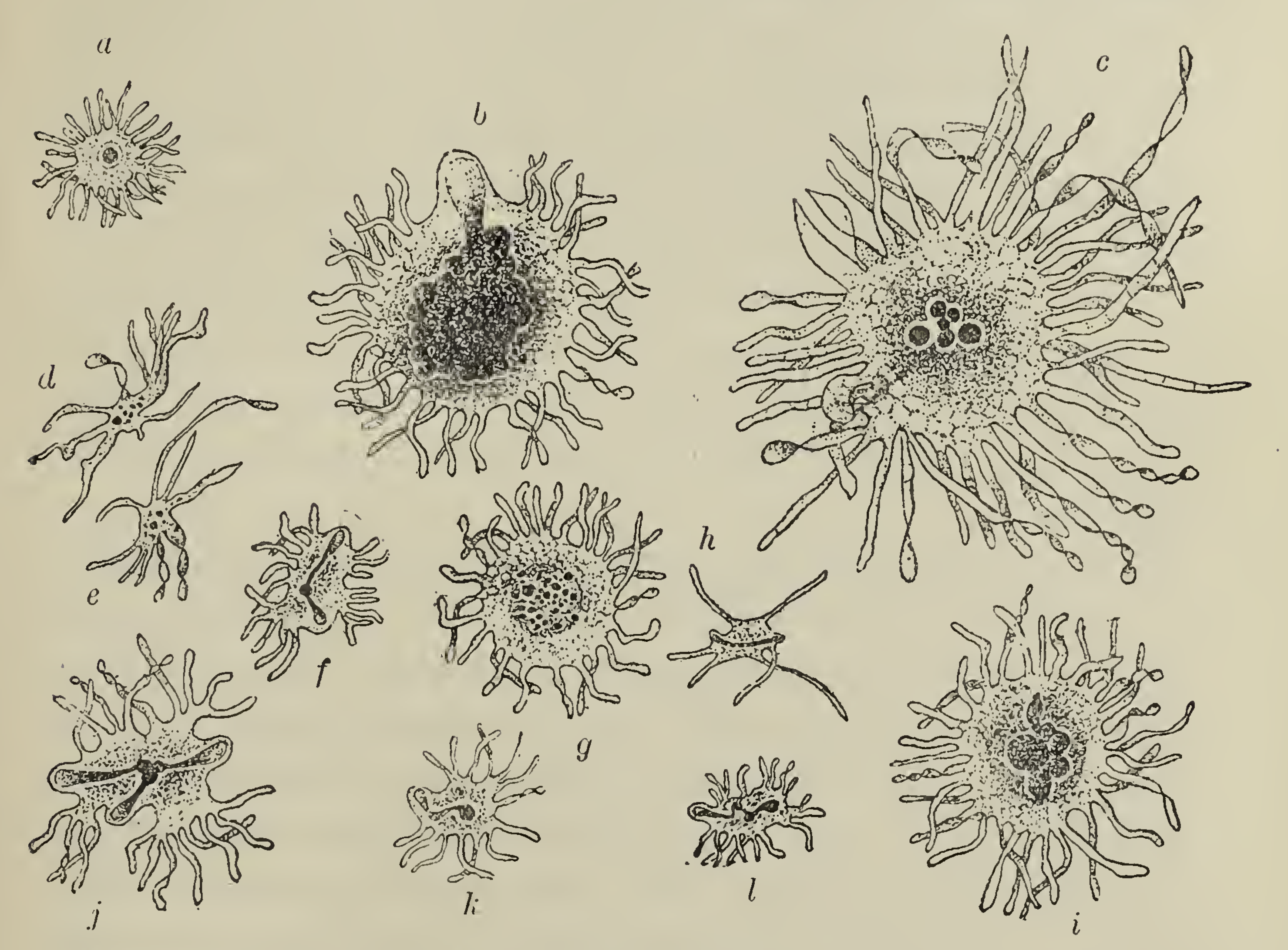


Fig. 2. — *a*, individu très jeune avec un seul corpuscule central; *b*, individu dont l'axe a presque disparu par bourgeonnement; les bourgeons étant encore en partie contenus dans l'élément primitif; *c*, élément à peu près symétrique contenant plusieurs globules et provenant de la division d'un individu adulte; *d*, *e*, très petits éléments avec des corpuscules extrêmement réduits; *f*, individu qui présente un globule primitif renflé qui a bourgeonné dans deux sens opposés pour donner un axe jeune; *g*, élément à corpuscules très petits; *h*, élément à axe presque rectiligne, mais très jeune; *i*, élément sénile dont l'axe a presque totalement disparu par bourgeonnement; *j*, élément à axe bifurqué; *k*, le globule central n'a bourgeonné que d'un seul côté; *l*, élément jeune de la cavité générale dont le globule central a bourgeonné des deux côtés, mais d'une façon anormale. (Toutes ces figures sont demi-schématiques).

mique subit donc des modifications particulières. Nous avons dit plus haut que les pseudopodes chez l'individu normal forment deux faisceaux portés par des régions latérales limitées. A l'époque de la vie où l'une des extrémités se trouve détachée et ne se renouvelle plus, les deux zones pseudopodiques se rap-

prochent de ce pôle et finissent par s'y confondre; généralement il est alors de toutes parts entouré de pseudopodes, excepté au niveau de l'autre extrémité de l'axe qui n'est pas encore détachée. Lorsque cette dernière a aussi disparu, le même phénomène se répète et l'élément s'entoure d'une zone continue de pseudopodes de manière à présenter un aspect très différent de celui des individus ordinaires.

En même temps, la masse protoplasmique diminue parce que chaque exode énergidique en enlève une certaine quantité et, avec la diminution du protoplasma, le nombre des pseudopodes devient plus faible. Finalement, il ne persiste plus que quelques-uns de ces appendices. D'un autre côté, au fur et à mesure que se font ces diverses transformations, le protoplasma du corps se condense progressivement et finit par ne plus guère présenter les grandes vacuoles qui le caractérisent à l'état normal. C'est là un passage vers le protoplasma compact des jeunes individus.

Il est à remarquer que les phénomènes de bourgeonnement de l'axe qui viennent d'être décrits varient quelque peu avec l'époque vitale qui les voit naître. En général, il est des bourgeons plus ou moins clairs, mais le plus souvent ils sont noirs. Tant qu'ils sont ronds ils conservent cette teinte, et plus spécialement les gros. Les petites granulations résultant de la fragmentation ultime sont généralement assez claires. Les axes issus du bourgeonnement des sphères jeunes sont aussi plus clairs, en général, que celles-ci, et au fur et à mesure que le bourgeonnement se fait, les sphères centrales s'éclaircissent elles-mêmes un peu. Ce sont là de petites variations dans ces phénomènes spéciaux qui indiquent une tendance générale à un processus de condensation chez les bourgeons pour aboutir à de nouvelles formations dont il va être question.

L'ensemble des phénomènes reproducteurs décrits plus haut aboutit à la formation de jeunes éléments, véritables germes, qui s'accroîtront d'une façon spéciale et évolueront de manière à reconstituer des individus adultes et finir par se reproduire à leur tour. C'est là un véritable cycle vital, complet, comparable

à ce qui se voit pour tous les êtres bien définis dans tout le règne animal.

L'individu jeune est essentiellement constitué de la façon suivante. A son intérieur se voit toujours un corpuscule globuleux plus ou moins foncé à côté duquel se trouve un noyau. Le corps protoplasmique est formé d'une substance compacte d'aspect pointillé et ne montrant pas encore les alvéoles polygonaux qui n'apparaîtront qu'à la suite d'un développement ultérieur. Les pseudopodes présentent une constitution analogue. Un fait remarquable c'est la différence de la masse du protoplasma suivant les individus, dont les uns peuvent avoir un corps bien appréciable, tandis que chez d'autres il est réduit à sa plus simple expression.

Ce sont là des phénomènes évolutifs qui se voient sur des individus jeunes présentant les dimensions les plus diverses; il ne semble pas que leur taille soit soumise à une loi bien rigide, dans cette reproduction, cette taille variant depuis des limites d'une exiguïté extrême jusqu'à des dimensions relativement considérables

A un examen microscopique attentif et aux forts grossissements, les petits globules chitineux, surtout s'ils ne sont pas très colorés, n'offrent pas un aspect homogène. On y perçoit des couches concentriques assez régulières qui sont certainement l'expression d'une constitution alvéolaire, puisque leur surface se montre couverte de bosselures correspondant à ces couches et qui ne sont autre chose que les alvéoles superficiels plus ou moins saillants. Ces couches forment trois assises principales, l'une externe claire, une deuxième brune et encore transparente, une troisième généralement sombre qui se trouve au centre, sorte de point de formation dont nous avons vu l'origine dans l'étude du bourgeonnement de l'axe et qui est peut-être une petite cavité.

Il arrive souvent qu'il y ait ainsi deux ou plusieurs corpuscules centraux et c'est pour cette raison sans doute qu'ils sont capables de se diviser si fréquemment, chaque point sombre devenant le centre d'un corpuscule nouveau.

En général les plus petits de ces éléments ont des dimensions

inférieures à celles des plus petits amibocytes et déjà, ainsi que nous allons le voir, l'axe pourra être bien développé, cette inégalité de dimensions existant néanmoins. Cette observation montre bien que les amibocytes et les corps à bâtonnets sont deux sortes d'éléments bien distincts. La manière dont ces corpuscules jeunes acquièrent la constitution de l'adulte est fort remarquable, car ce n'est pas là un simple accroissement en volume, mais un phénomène à caractères bien spéciaux.

Pendant ce développement, le protoplasma du jeune être se modifie d'une façon concomitante avec le bourgeonnement de l'axe, et fort rapidement. Il est finement pointillé d'abord et ne présente généralement que fort peu de pseudopodes ; par le progrès de son accroissement, sa zone périphérique acquiert des alvéoles nombreux et ses pseudopodes se multiplient et se modifient de manière à acquérir les caractères que nous avons décrits plus haut et qui sont ceux de l'élément normal.

Le phénomène du développement de l'axe n'est pas sans avoir certaine apparence pouvant rappeler sinon une sorte de germination, du moins un bourgeonnement bien caractérisé.

En effet, en un point du corpuscule chitineux se forme une petite saillie qui s'allonge peu à peu, se développe en un bourgeon de diamètre et d'aspect un peu différents de ceux du globule sombre et ainsi se constitue un petit demi-axe qui acquiert un bout renflé plus clair. Un peu plus tard, d'autres fois en même temps, apparaît un autre bourgeon analogue dont la position, par rapport au premier, est généralement bien déterminée. Quelquefois, il est situé en un point diamétralement opposé au premier, de telle sorte que l'axe devient alors absolument rectiligne. Mais le plus souvent il est placé de manière à ne pas se trouver sur le prolongement direct du premier bourgeon et l'ensemble ainsi constitué est coudé, car cette nouvelle branche formera la deuxième moitié de l'axe avec son extrémité renflée. On voit ainsi le plus souvent de jeunes individus qui présentent un corpuscule central avec deux branches bourgeonnantes formant un coude et inégalement développées.

Ce processus explique pourquoi les jeunes axes présentent

souvent un renflement médian et sont si nettement coudés dans la règle. Ces dispositions tendent à se perdre progressivement par la suite de l'évolution et dans la règle le renflement originel disparaît plus ou moins.

Voilà donc une reproduction accompagnée de singuliers phénomènes de bourgeonnement, d'autant plus que l'espèce de squelette constitué par la baguette chitineuse et qui semble jouer le rôle d'axe de soutien y prend une part plus considérable et que même il en est en quelque sorte le point de départ. Ces faits sortent de la catégorie de ce qui est connu jusqu'ici d'une manière telle qu'il est difficile de trouver quelque chose qui puisse y être comparé.

D'après certaines observations nous avons pu arriver à supposer avec quelque apparence de raison que le nouveau bâtonnet ainsi constitué présentait son grand axe perpendiculaire à l'axe de l'être qui lui a donné naissance.

En général, le développement des bourgeons axiaux semble suspendre la propriété qu'ont les corpuscules primitifs de se diviser, quelles que soient leurs dimensions, qu'ils soient petits ou grands.

Dans le phénomène de bourgeonnement de l'axe étudié plus haut, au moment où l'on voit se former en un point relativement très restreint du corpuscule primitif une petite saillie qui s'allonge peu à peu, ses couches se séparent les unes des autres et l'on voit apparaître entre elles des séries d'alvéoles très petits, de manière à rappeler fort nettement la structure écumeuse du protoplasma. Chaque couche primitive de la sphérule chitineuse sombre correspond à un certain nombre de ces couches terminales qui en sont issues par des dédoublements successifs et c'est par des dédoublements de couches de ce genre que se produira le petit axe.

Avec une fréquence assez appréciable, on trouve dans la cavité générale certaines formations d'un aspect aberrant, qui peuvent être susceptibles de jeter le trouble dans la succession d'idées précédemment développées. En effet, on rencontre souvent des masses protoplasmiques plus ou moins considérables rappelant par leur aspect et par leur configuration assez mal définis, des

sortes de *plasmodes*. Dans ces éléments aberrants ne se trouve plus un axe, mais un véritable amas de ces baguettes chitineuses dont ce corps est littéralement farci. Dans ces formations, on peut relever divers caractères généraux. Tout d'abord, ces baguettes chitineuses affectent, à quelques exceptions près, une disposition parallèle entre elles, de manière à constituer des sortes de faisceaux complexes. Ensuite, et malgré des dissemblances considérables, il n'en paraît pas moins évident qu'on se trouve là devant un petit nombre de générations successives d'axes de même âge. Il semblerait que, par groupes tout au moins, ils soient nés à peu près en même temps et aient poussé ensemble. Ce sont là des formations dont la signification réelle est quelque peu obscure.

L'aspect de leur protoplasma, bien plus volumineux que le corps des plus grands individus isolés, dépourvu de toute cette symétrie qui caractérise les éléments normaux et constitué par une grande masse ovalaire ou un peu lobée, peut faire admettre une union d'éléments en plasmodes, sous l'influence de conditions vitales indéterminées ou même dans un but physiologique analogue à ce qui se voit dans la formation des plasmodies en général.

Mais, d'un autre côté, nous avons déjà eu l'occasion à différentes reprises de faire ressortir le relâchement particulier des phénomènes vitaux évolutifs qui caractérisent les éléments vivant dans la cavité générale, et il se pourrait que le phénomène qui nous occupe ici ne soit autre chose qu'un des résultats d'une semblable déviation.

En effet, l'aspect des baguettes chitineuses parallèles et d'âge plus ou moins analogue rappellerait, sans effort, un individu dans lequel les phénomènes de séparation des bourgeons axiaux ne s'opérerait pas d'une manière synchronique avec la production de ces bourgeons. Ceux-ci, formés en grande abondance, pourraient avoir constitué leur axe au sein de l'être-souche et avant d'en être sortis, de telle sorte que, non seulement le protoplasma de celui-ci n'a pas progressivement diminué comme cela arrive dans l'être normal morphologiquement bien défini, mais encore il s'est accru bien au delà des limites ordinaires et en

perdant ses caractères normaux pour acquérir l'aspect spécial qui caractérise ces corps.

S'il en était réellement ainsi, à quelle cause attribuer un pareil phénomène? Nous avons déjà remarqué la sorte de paresse du noyau à prendre part aux phénomènes reproducteurs, et si nous considérons que le noyau paraît être le centre efficient des groupements énergidiques, il se pourrait que la faiblesse de cet organe puisse être considérée comme la cause directe de ces phénomènes anormaux. Cette interprétation peut paraître confirmée par ce fait que nous n'avons pas pu constater la présence de noyaux, tout au moins nombreux, au sein de ces masses protoplasmiques.

Ce qui paraît militer en faveur de l'interprétation que ce phénomène ne correspond qu'à une reproduction trop hâtive de l'axe et non énergidique, c'est que dans une foule d'individus, sans aller jusqu'à la formation d'amas, on trouve souvent deux ou plusieurs axes parallèles.

Conclusions.

La cavité générale des Ophélies contient donc des éléments particuliers dont on ne retrouve les analogues dans aucune forme voisine ni dans tout le reste du règne animal. Ces éléments sont caractérisés par une constitution remarquable et bien définie ne rappelant en rien ce qui peut se voir dans les éléments histologiques d'un être quelconque. Ils présentent un cycle vital complet et régulier que l'on peut qualifier, sans pouvoir être taxé d'exagération, de cycle reproducteur; c'est, en effet, là, une véritable reproduction absolument comparable à ce qui se voit chez une foule d'êtres. D'un autre côté ces éléments, loin d'être répartis chez tous les individus d'une manière plus ou moins homogène, comme cela arrive pour les éléments histologiques ordinaires, présentent les plus grandes variations. Il est rare, il est vrai, qu'ils fassent absolument défaut, d'autres fois, ils sont peu nombreux. Si souvent il en est de tous les âges, il est aussi bien plus fréquent que pour un même individu il se trouve un cycle plus ou moins déterminé de leur évolution,

sans s'en écarter beaucoup. Il arrive même, remarque fort importante, que l'on trouve dans divers individus des variétés différentes. Ainsi, chez certaines Ophélies, les bâtonnets ont tous les deux bouts de l'axe bifurqués; d'autres fois, ils ont les bouts arrondis ou présentent toute autre forme répétée à peu près par tous les individus trouvés dans le même hôte. Tantôt on ne trouve que de très petites formes, d'autres fois des grandes formes avec de très nombreux bourgeons, etc.

Ce sont là, en apparence du moins, de véritables variétés qui paraissent se trouver plus ou moins accidentellement dans des hôtes différents et ne rappelant guère l'identité de structure des éléments histologiques.

Rappelons que l'assimilation émise par Schœppi, d'après laquelle ces éléments ne seraient autre chose que des amibocytes développés dans un sens spécial, ne saurait être maintenue. En effet, les plus petits individus déjà pourvus de leur axe, et montrant leur constitution typique indubitable sont aussi petits, sinon plus petits, que les amibocytes les plus minimes, dont ils diffèrent du reste par leur constitution et par leur évolution. Les différences essentielles relevées plus haut nous dispensent d'insister plus longuement sur ce point et nous permettent de le poser comme un fait acquis. De cette constatation, il appert que l'*Ophelia bicornis*, outre les éléments sanguins normaux qui caractérisent les formes voisines et qui se trouvent seules chez celles-ci, possède une forme particulière qui n'a rien d'équivalent ni dans les groupes voisins ni dans le règne animal. Ces différentes remarques ont une portée générale qu'il semble assez difficile de méconnaître et qui tendent à conférer à ces éléments une valeur morphologique déterminée. La question se pose de savoir si ce sont là réellement des éléments propres et particuliers à l'*Ophelia*, ou bien si l'on a affaire à un organisme parasite profondément adapté à son mode d'existence, ayant subi une dégénérescence parasitaire plus ou moins considérable et ayant évolué dans une voie particulière. Dans ces deux manières de voir, l'on se heurte toujours à l'objection générale que ni l'une ni l'autre ne présentent d'analogie suffisante avec ce qui s'observe dans le reste du règne animal.

Nulle part l'on ne trouve rien qui puisse être rapproché d'éléments sanguins à constitution aussi aberrante et montrant si peu d'analogie avec les éléments similaires. D'autre part de quelles formes animales faire dériver d'aussi étranges parasites dont l'équivalence ne paraît guère exister dans le règne organique? Rappelons toutefois que les processus évolutifs particuliers de ces éléments ne sont pas sans exemple dans le règne animal, et que nous aurons sous peu l'occasion de décrire des faits analogues, de telle sorte qu'il n'est pas tout à fait improbable que ces processus soient le résultat d'une adaptation étroite à cette vie parasitaire spéciale, dans laquelle aucune lutte pour l'existence ne vient rendre à l'habitant cette tonicité particulière qui caractérise l'être libre. Ici, et en général dans cette vie intra-sanguine, il y a une lutte constante entre la force héréditaire, d'une part, les variations nouvelles et les particularités acquises, d'autre part. Pour décider jusqu'à quel point la première peut être altérée par les secondes, des exemples dans le genre de celui dont il est question ici sont d'un précieux secours.

L'un des points les plus délicats à élucider, c'est la valeur morphologique si obscure de l'axe interne, dont il est difficile de trouver l'analogue dans le règne animal. Comme aspect général, l'on peut toutefois dire qu'il rappelle celui de la capsule centrale noire de certains Radiolaires, sans que toutefois nous puissions en inférer qu'il y ait là un lien de parenté quelconque à constater.

La morphologie de la capsule interne des Radiolaires, telle qu'elle est connue aujourd'hui, n'oppose toutefois pas un obstacle insurmontable à un semblable rapprochement. En effet, elle est morphologiquement très comparable à la coque des Rhizopodes. Chez ceux-ci, l'enveloppe, même si elle est calcaire, est primitivement chitineuse. La forme fondamentale de la capsule centrale est sphérique et son allongement est un phénomène postérieur. Chez les jeunes individus elle est ronde; mais elle s'accroît par les progrès du développement dans certaines directions chez un grand nombre de formes, et d'homaxique elle devient monaxique à pôles à peu près semblables. Dans l'ordre des *Monopylea* on trouve ainsi une capsule centrale allongée dont le protoplasma

interne n'est plus en relation avec le protoplasma périphérique qu'à l'un des pôles. Il existe des ouvertures analogues à la surface de toute la capsule chez d'autres espèces (*Peripylaria*). Chez les Monopylaires la capsule est monaxique à pôles dissemblables. On trouve aussi des capsules sphériques, mais cette forme est assez rare; plus souvent la capsule est ellipsoïdale ou allongée en cylindre; elle peut être allongée et lobée. La membrane de la capsule centrale est souvent simple; dans certains cas (*Phœodaria*) elle est double, formée de deux lamelles et percée de peu d'ouvertures, le plus ordinairement trois. Sa nature chimique tient aussi de celle de ces productions de différenciation, sorte de productions cuticulaires de nature azotée qui forment des organes résistants et qui se groupent autour de la chitine. On remarque, en effet, sa grande résistance à l'action des réactifs, acides et bases. La capsule centrale, comme l'axe de nos éléments, ne recouvre pas la surface du corps, elle est placée au sein même du protoplasma. Elle a donc des relations étroites avec le corps mou, mais morphologiquement c'est une enveloppe.

La capsule manque chez beaucoup de Radiolaires. Dans le jeune âge, elle est centrale; mais, par la suite du développement, il arrive souvent que, comme ici, le protoplasma s'accroît plus d'un côté que de l'autre, et qu'elle semble repoussée ainsi de façon à devenir excentrique. L'axe brun de nos éléments n'est pas sans présenter une analogie lointaine avec une capsule centrale profondément transformée et devenue un axe de soutien. Cet axe est aplati comme chez beaucoup de Radiolaires; mais ses parois sont épaisses et il a la forme générale d'un bâtonnet allongé, renflé en massue à ses deux extrémités. Chez les Radiolaires la capsule centrale contient l'endoplasma et le noyau. Ici l'endoplasma, si tant est qu'il existe, et ce corpuscule, sont situés en dehors de sa cavité, qui est plus ou moins obturée et ne présente aucune espèce de conduit permettant la communication avec la substance périphérique. Si l'on voulait arriver à une assimilation lointaine entre ces deux sortes de formations, ce manque de conduit de communication pourraît être dû à ce que tout le protoplasma interne a évacué la cavité centrale. La

baguette de nos éléments est un simple axe de soutien interne ; et il paraît difficile d'en faire un simple résultat de transformation en rapport avec le genre de vie parasitaire qu'il mène. Il est vrai, toutefois, que dans la cavité périviscérale qu'il habite, plongé au milieu du fluide cavitaire, une coque protectrice est inutile et qu'une baguette rigide le maintenant étalé, semble devoir lui être de la plus grande utilité pour le défendre contre des plissements et des entortillements dont la production paraît toute naturelle dans ce milieu mobile soumis à des fluctuations et à des compressions aussi variables que perpétuelles. Pourrait-il donc être permis de croire à une adaptation d'une capsule centrale à l'état d'axe de soutien, adaptation si complète que le mode de formation de la chitine serait lui-même modifié ?

Ici c'est la partie la plus rapprochée de l'axe de la baguette qui est la plus résistante, et au fur et à mesure que l'on considère une couche plus rapprochée de la périphérie, la transformation chitinoïde est moins considérable, pour finir par ne plus guère posséder dans la couche claire périphérique que les propriétés du protoplasma ordinaire tout en étant plus dense. Le développement comparé de ces différentes formes peut être susceptible de fournir quelques renseignements sur ces vues. Nous savons que la capsule centrale des Radiolaires en général est l'analogue de l'enveloppe chitineuse des Rhizopodes, ainsi doit-on s'attendre à trouver, soit chez les larves, soit chez certaines formes actuelles, des dispositions de la capsule centrale montrant bien sa nature d'enveloppe périphérique primitive. En effet, chez quelques *Monopylaria* on ne trouve guère de protoplasma extérieur à la capsule que dans la région du pôle (*Cystidium plagiocantha*). Nous savons que, d'autre part, le protoplasma s'étend tout autour, mais en général c'est au point où la communication entre les protoplasmas externe et interne se fait que celui-ci est le plus abondant. Ainsi l'anatomie comparée vient confirmer les données théoriques énoncées plus haut pour ce qui est des relations entre la capsule centrale des Radiolaires et la coque chitineuse des Rhizopodes. On peut remarquer qu'il arrive même déjà chez les Rhizopodes, que dans les cas où la

coque devient épaisse et peu pliable, le corps s'en retire plus ou moins, ce qui constitue peut-être un rapprochement avec les Rhizopodes dont nos éléments pourraient être considérés comme dérivés par une bifurcation à la base du groupe des Radiolaires.

Dans le cours du développement de nos éléments nous ne voyons jamais, quel que soit le stade observé, rien qui puisse rappeler une enveloppe périphérique qui se transformerait progressivement en un axe interne; si donc l'on admet que cet axe est morphologiquement équivalent à la capsule centrale, ce serait ici un cas de transformation cœnogénétique extraordinaire d'une enveloppe s'étant rapetissée pour ne plus former qu'un simple bâtonnet et dont les parois se sont épaissies surtout aux pôles et présentent une structure spéciale. Par une cœnogénie due à une dégénérescence parasitaire ces stades primitifs auraient complètement disparu.

Une autre différence existe entre nos axes et la coque des Rhizopodes ou la capsule centrale des Radiolaires; ces organes protecteurs n'existent pas chez l'embryon, ils se développent ultérieurement ou même peuvent ne jamais se produire; enfin ces enveloppes jeunes sont toujours plus ou moins incolores. A tous les moments du développement, l'axe est présent, soit à l'état de sphère centrale soit à l'état de baguette, et il est toujours coloré dès le début. A aucun moment de l'existence, la cavité intérieure de cet organe ne semble communiquer par une ouverture quelconque avec le protoplasma qui l'entoure; dès le début elle est absolument interne.

L'exposé qui précède, malgré certaines apparences favorables, semble plus ou moins de nature à exclure toute interprétation tendant à établir un lien de parenté directe avec les Radiolaires. L'assimilation entre leurs parties solides se heurte à de grandes difficultés et il est peut-être prudent de suspendre tout jugement définitif. Dans la discussion établie ci-dessus, il n'a été tenu aucun compte de certaines propriétés de cet axe qui ne manquent certainement pas d'importance et qui ont tout au moins le caractère spécial de sortir du cadre général des faits connus.

En effet, dans la majorité des cas, la chitine est un produit de la sécrétion du protoplasma à but essentiellement protecteur; c'est un tissu stable, permanent, rentrant dans la catégorie de ceux qui sont le moins vivants, à tel point que, ainsi que nous l'avons vu plus haut, certains auteurs ont cru pouvoir en faire une substance d'excrétion; or la substance de cet axe présente des caractères particuliers qui la distinguent profondément de la chitine ordinaire.

Les réactifs colorants sont vivement absorbés par elle et lui communiquent des teintes d'une intensité qui n'est égalée par aucune partie du corps de ces éléments, ni du reste de n'importe quel élément voisin. Il est bien rare que l'on trouve un noyau quelconque susceptible d'absorber aussi vivement les réactifs, à tel point que l'on est tout naturellement porté à se demander s'il n'y a pas là quelque chose d'analogue à de la chromatine. Nous avons vu précédemment que l'axe répond à toutes les propriétés microchimiques de la chitine, excepté au point de vue de son action sur les réactifs colorants, ceux du noyau en particulier, qui lui font prendre une teinte énergique, tout comme la nucléine proprement dite. On sait d'ailleurs que la chromophilie dérive plus ou moins directement de phénomènes nourriciers, et qu'un élément ou un individu bien nourri se colore beaucoup plus vivement qu'un individu mal nourri. C'est aussi un apanage des individus jeunes ou des êtres inférieurs. A ce point de vue, ces êtres plongeant dans un milieu nutritif, il est possible que, grâce à cette nutrition intense, l'axe ait acquis ses propriétés chromophiles, ce qui serait une confirmation de sa nature nucléinienne.

Mais la manière d'être la plus saillante, digne de frapper le plus l'observateur et susceptible d'éclairer peut-être sur la véritable nature de l'axe, sinon d'obscurcir la question, c'est sa manière d'être spéciale pendant toute la période adulte de l'individu. Si la chitine en général est une matière vivante se rapprochant d'un état plus ou moins inerte et adaptée à un rôle de protection, nous assistons ici à un phénomène diamétralement inverse. Non seulement ce singulier axe de soutien n'a pas l'inertie des formations squelettiques, mais encore il jouit de

propriétés vitales tellement énergiques qu'elles paraissent plus actives que celles des autres parties du corps. C'est l'axe qui se reproduit le plus vite et le plus abondamment, paresseusement suivi par les autres éléments.

Son activité proliférante est extraordinaire et jusqu'à un certain point le manque de règle fixe dans ce phénomène pourrait le faire considérer comme maladif. Peut-il être possible d'en inférer que ce soit là une propriété entièrement acquise dans le courant d'une longue période parasitaire? Quoi qu'il en soit, en ce cas, c'est cette partie en apparence squelettique et stable qui manifeste les propriétés vitales les plus actives, contrairement à tout ce qui a été observé jusqu'ici sur toute autre formation analogue et en opposition absolue avec ce que l'on sait sur les enveloppes chitineuses des Rhizopodes, qui, entre autres choses, ne se colorent jamais par l'action des réactifs nucléaires. Il est évident que devant cette formation énigmatique on se sent poussé à faire appel aux notions les plus diverses et même, jusqu'à un certain point, à échafauder des suppositions à base naturelle insuffisante. Aussi n'est-ce qu'à titre documentaire que nous essayons de rappeler ici certains faits d'une analogie certainement fort lointaine avec ce qui nous préoccupe. Ce que l'on trouve essentiellement dans nos éléments, c'est un corps protoplasmique avec un noyau et un autre corps à constitution concentrique et passant plus ou moins insensiblement au protoplasma. Sans rien vouloir conclure assurément d'un pareil rapprochement, nous pouvons toutefois dire que cette constitution n'est pas absolument sans exemple dans le règne animal. Ne voit-on pas dans l'œuf de la Tégénaire un corps protoplasmique avec son noyau et une formation à structure concentrique, le *noyau vitellin*? Nous réitérons que nous ne voyons dans ce fait qu'une parenté d'analogie, sans aucunement vouloir en tirer une conclusion plus nette; mais nous devons toutefois faire remarquer que c'est là une apparence et une constitution digne d'attirer l'attention. Le noyau vitellin dans le règne animal présente les caractères les plus variables au point de vue de sa durée, de sa constitution, de son aspect et de son rôle; si son existence est des plus fugaces en certains cas, ou si même il

manque complètement, d'autres fois sa durée peut être fort prolongée et l'on peut arriver à le retrouver même dans de jeunes Araignées à l'éclosion. L'aspect et la consistance apparentes du noyau vitellin varient dans les mêmes proportions. A son centre se trouve un corps nodal, entouré de zones protoplasmiques déposées sous son influence d'une manière qui rappelle bien ce qui se voit chez nos globules jeunes. Si l'on veut se remémorer que le noyau vitellin serait l'équivalent morphologique d'un centrosome, organe reproducteur par excellence, que faudrait-il de plus pour trouver une analogie complète entre ces deux sortes d'organes? Que l'archoplasma de l'un, du reste, de nature exclusivement plasmique, se transforme en substance chitinoïde, et ceci d'une manière d'autant plus intense que le point considéré se rapproche plus du centre. L'on sait aussi que les aspects radiés et stratifiés en couches concentriques sont l'effet d'une action du corps central sur une zone variable de protoplasma périphérique caractérisé par une orientation précise suivant une certaine disposition par l'effet d'une *force* jusqu'ici restée obscure et d'autant plus puissante que l'on considère un point plus rapproché du nodule. Si cette « force » pouvait être considérée comme étant l'expression théorique d'un raidissement individuel des parois alvéolaires, ce fait pourrait être considéré comme constituant un premier passage d'une modification du protoplasma en une substance plus consistante, fait susceptible d'être poussé plus loin.

Nous n'attachons certainement pas à nos hypothèses une valeur différente de celle qu'elles comportent. Nous nous contentons d'indiquer une analogie, assez curieuse du reste, sans chercher à établir des vues théoriques que l'avenir permettra peut-être de juger d'une manière plus définitive.

En résumé, l'axe possède une valeur morphologique douteuse. Est-il l'équivalent de la capsule centrale des Radiolaires ou de la coque des Rhizopodes? ou est-il comparable à ces divers éléments qui gravitent autour du noyau dans certaines cellules et dont les destinées sont si variables? A-t-il une valeur morphologique spéciale non encore bien établie? Voilà autant de questions auxquelles il serait bien délicat de donner une

réponse définitive. Quoi qu'il en soit, nous avons là une baguette interne bien singulière et à vitalité extraordinairement développée, qui semble intimement liée au protoplasma qu'elle n'abandonne jamais; d'un autre côté la coloration intense que lui communique le vert de méthyle, par exemple, paraît bien mettre en évidence une nature protoplasmique non douteuse. L'union entre le protoplasma et l'axe est tellement complète, et les couches profondes qui sont les plus protégées ordinairement font tellement partie intégrante du corps, qu'elles partagent la propriété du protoplasma de bourgeonner et qu'à aucun moment de l'existence la tige centrale n'est absente. Elle communique à la reproduction de cet élément un caractère propre, presque fondamental. Durant toute l'existence, il s'en détache des corps reproducteurs et enfin l'individu finit par se décomposer en une foule de fragments dont chacun est pourvu d'un bourgeon de l'axe. Ainsi se trouvent constitués de nouveaux éléments qui se développent à leur tour pour parcourir un cycle analogue. Si l'axe s'éloigne suffisamment de toute autre chose connue dans le règne animal, il n'en est plus de même du corps protoplasmique qui rappelle par sa structure aréolaire celui de beaucoup de Rhizopodes. Il se divise en une partie externe écumeuse et une partie centrale plus compacte. Il est remarquable en ce que, sans le secours d'aucun squelette périphérique, il possède une forme définie, ce qui dénote une certaine consistance de sa substance qui pourrait peut-être n'être pas sans une relation tout au moins lointaine avec la chitine de l'axe. Il est possible que le mode de nutrition par endosmose ait joué son rôle dans cette constitution. Les pseudopodes qui le recouvrent ne sont pas tout à fait fins comme ceux de la plupart des Radiolaires, ni complètement obtus comme ceux des Rhizopodes; leur structure est intermédiaire. Ils possèdent un bout obtus et sont assez gros, mais à peu près rectilignes, et leur diamètre comparé à leur longueur est faible. Ils sont du reste localisés en deux zones restreintes du corps.

Nous avons donc une masse protoplasmique nue, considérée jusqu'ici comme un élément normal du sang de l'Ophélie,

mais qui semble plutôt présenter les caractères d'un organisme modifié d'une manière insolite par un parasitisme spécial et prolongé.

En 1889, **de Lustrac** a trouvé dans une infusion marine un être libre rappelant jusqu'à un certain point ceux dont la description précède et qui a pu être observé par l'un d'entre nous (Sur le *Dumontia libera* par **J. Kunstler** et **de Lustrac**. *Bulletin scientifique de France et de Belgique*, 1889). Quoique cet être ait été d'une rareté telle que, si nos souvenirs sont fidèles, il n'en a été vu que deux individus, il n'en n'est pas moins vrai qu'il présentait une constitution susceptible d'être ramenée à celle de l'élément décrit ici. Un corps couvert de pseudopodes et un axe interne irrégulier constituaient les points communs fondamentaux de ces deux formes. Du reste, en général, et sans vouloir établir ici l'homologie de ces diverses formations, la présence d'axes, de bâtonnets, contenus au sein protoplasma, n'est pas sans exemple dans le règne animal. N avons trouvé à deux reprises différentes dans une infusion d'eau douce un Flagellé muni d'un gros bâtonnet sombre, cylindrique et atténué à ses deux extrémités. **Stein** a trouvé des bâtonnets près de l'extrémité antérieure de certaines Monades. Le *Cyathomonas* (*Goniomonas*) *truncata* Fresen., le *Monas guttula* Ehrenberg et le *Monas vivipara*, par exemple, sont dans ce cas. En admettant donc que l'élément dont il s'agit ici soit un organisme modifié par la vie parasitaire, nous nous trouvons devant diverses hypothèses contradictoires dans lesquelles les assimilations indiquées sont loin d'être évidentes.

Cet être prendrait certainement place dans le grand groupe des Rhizopodes, mais devrait-il être rapproché des Radiolaires par l'existence d'un axe interne pouvant dériver d'une capsule centrale par l'expulsion d'un endoplasma? Serait-ce là un Radiolaire profondément transformé grâce à un mode d'existence spécial? ou bien serait-ce un Rhizopode dont la coque serait devenue cet axe central et qui aurait suivi une évolution parallèle à celle des Radiolaires? On ne voit en effet dans son corps aucune trace du squelette périphérique qui caractérise les Radiolaires; de plus, la reproduction par bourgeonnement

le rapproche de certaines espèces de Rhizopodes, qui, elles aussi, ont une coque chitineuse brune. Ou bien l'axe de ces organismes n'aurait-il aucune relation avec la coque des Rhizopodes ni avec la capsule centrale des Radiolaires, et posséderait-il alors, avec ses caractères particuliers, une existence autonome et sans homologie, rappelant ainsi le bâtonnet des Flagellés, cités plus haut?

Enfin l'axe serait-il dû à la transformation et à l'adaptation à des fonctions nouvelles d'un élément primitivement comparable à une sorte de noyau vitellin? Dans ce cas, toutes nos vues théoriques précédentes devraient sans doute être modifiées et d'un être nous pourrions être forcés de revenir à la notion d'un élément histologique, si l'on ne voulait pas voir dans cette constitution spéciale quelque chose d'analogue aux deux noyaux de valeur et de rôle différents de certains Protozoaires et dont de récents travaux paraissent généraliser l'existence.

Pour nous, quoique sans être affirmatifs d'aucune manière, il nous semble que la plus grande somme de probabilités dérivant de notre étude de ces éléments nous autorise à croire à un parasitisme ayant amené une évolution propre, plutôt qu'à l'existence d'un élément unique, spécial et sans précédent dans le règne animal. Cette constitution particulière mettrait bien en relief la puissance de l'adaptation fonctionnelle unie à l'évolution régressive et transmise par l'hérédité progressive.

Dans cet ordre d'idées, nous croyons donc devoir maintenir le nom autrefois donné à ces êtres de celui de *Dumontia Opheliarum*.

Explication des figures.

Planche XIII

Fig. 1. — Très jeune amibocyte avec un faisceau de pseudopodes à l'un de ses pôles.

Fig. 2. — Jeune amibocyte avec deux groupes de pseudopodes.

Fig. 3. — Amibocyte à pseudopodes ordinaires répartis sur tout son pourtour et à longs filaments pseudopodiques.

Fig. 4. — Amibocyte semblable, avec le filament rétracté en tire-bouchon.

Fig. 5. — Individu à deux noyaux et à trois longs filaments pseudopodiques dont l'un est contourné en spirale.

Fig. 6. — Noyau d'amibocyte avec le corpuscule interne, le réseau et l'enveloppe nucléaires.

Fig. 7. — Fragment très grossi d'amibocyte montrant les vacuoles arrondies, entourées de protoplasma granuleux, les pseudopodes coniques ordinaires, les longs filaments pseudopodiques et les pseudopodes dendritiques.

Fig. 8. — Très jeune *Dumontia* avec un très petit noyau et un corpuscule chitinoïde simple.

Fig. 9. — Jeune individu à un très petit noyau, présentant déjà un commencement d'axe très fin.

Fig. 10. — Individu un peu plus avancé.

Fig. 11. — L'axe est déjà bien formé, mais on voit encore fort nettement le corps chitineux initial.

Fig. 12. — Individu adulte pourvu de beaucoup de noyaux et en pleine voie de reproduction par des bourgeons abondants. L'on voit se détacher une portion protoplasmique avec trois bourgeons.

Fig. 13. — Noyau d'adulte avec son nucléole complexe.

Fig. 14. — Division peu normale en deux parties égales.

Fig. 15. — Corpuscule chitinoïde isolé avec un bourgeon commençant, vu de face. On voit bien les alvéoles constitutifs de sa substance, qui font saillie à la surface, de sorte que l'ensemble rappelle une très fine morula.

Fig. 16. — Coupe optique du même, avec ses couches concentriques.

Fig. 17. — Extrémité d'axe décoloré par la potasse et montrant les zones concentriques ainsi que la substance axiale granuleuse.

Fig. 18. — Bout d'axe destiné à mettre en lumière la constitution stratifiée et le passage de la substance foncée à la substance plus claire des extrémités.

Fig. 19. — Individu assez jeune ne présentant encore aucun phémonène de reproduction.

Fig. 20. — Individu plurinucléé en voie de reproduction sénile. Un bout de l'axe a déjà disparu.

Fig. 21. — Individu à axe plus ou moins complètement désagrégé et en voie de division inégale.

Fig. 22. — Le même phénomène est poussé encore plus loin et les globules chitinoïdes sont beaucoup plus petits.

Fig. 23. — Développement d'un bourgeon sur l'axe.

Fig. 24. — Le phénomène est plus avancé et le corps central s'est divisé en deux, de façon que le bourgeon est évidemment destiné à former deux corpuscules.

Fig. 25. — Individu sénile ne contenant plus que deux globules.

Fig. 26. — Axe bifide caractérisant certaines variétés.

Fig. 27. — Individu sénile dont l'axe est en voie de dissociation totale.

Fig. 28. — Individu analogue chez lequel le phénomène est moins avancé.

Fig. 29. — Individu analogue dont un bout clair a disparu.

Fig. 30. — Fragment d'axe décoloré pour en montrer la structure.

Novembre 1898.

Fig. 31. — Individu sénile chez lequel la décomposition de l'axe est accompagnée de bourgeonnements secondaires énergiques.

Planche XIV

Fig. 1. — Masse plasmique contenant une accumulation d'axes jeunes.

Fig. 2. — Masse semblable. La différence entre les deux sortes d'axes qui s'y trouvent est plus accentuée.

Fig. 3. — Axe traité par la potasse concentrée et bouillante, montrant bien la constitution concentrique de la substance, ainsi que la formation de deux bourgeons dans la partie moyenne. La région centrale, granuleuse ou creuse, apparaît en sombre.

Fig. 4. — Axe traité par le même réactif et montrant la formation des bourgeons.

Fig. 5. — Baguette décolorée de la même manière, dans laquelle la région axiale apparaît avec netteté.

Fig. 6. — La décoloration est moins avancée et n'a pas porté sur la couche la plus profonde.

Fig. 7. — Axe bifide à ses deux extrémités et se retrouvant chez tous les individus contenus dans la cavité générale de la même Ophélie.

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

SUR LA STRUCTURE

DES CORPS VERTÉBRAUX DES POISSONS TÉLÉOSTÉENS

Par P. STEPHAN

(*Laboratoire d'histologie de l'École de médecine de Marseille.*)

PLANCHE XV.

Nous avions, sur les conseils de M. le Professeur Jourdan, entrepris une série d'études sur les tissus qui forment le système squelettique des Poissons téléostéens. Mais ces tissus sont très différents des os des autres Vertébrés; leur diversité d'origine et d'aspect est très grande. Il nous a donc semblé que nous devions nous adresser à des organes où ces formations se montreraient sous leur aspect le plus simple et le plus typique, et les corps vertébraux nous ont paru satisfaire à ces conditions. De nature essentiellement primitive, ils sont soustraits, mieux que le crâne ou les membres, aux influences extérieures qui pourraient amener en eux des modifications histologiques et à l'ingérence d'édifications nouvelles, capables d'en altérer la signification.

Les corps vertébraux des Téléostéens n'ont pas été l'objet de travaux se rapportant au sujet spécial que nous avons indiqué. Si, d'une part, les anatomistes et les paléontologistes en ont soigneusement décrit la morphologie, si, d'autre part, les embryologistes en ont établi très sérieusement le mode de formation, nous ne croyons pas que personne se soit jamais occupé particulièrement de leur histologie et de leur histogenèse.

L'histoire du développement des corps vertébraux des Téléos-

téens est actuellement bien connue. De nombreux observateurs ont contribué à amener ce résultat. Certains d'entre eux, tels que **Rathke** (19, 20), **Vogt** (27), ont admis que ces organes étaient entièrement formés aux dépens du tissu fibreux qui entoure la membrane élastique externe de la corde; les ligaments intervertébraux correspondaient aux restes non ossifiés de cette masse fibreuse ou gaine externe. Contrairement à cette opinion, **von Baer** et **Aug. Müller** (13) pensaient que les corps vertébraux provenaient uniquement des bases élargies et fusionnées des arcs vertébraux. Mais, déjà, **J. Müller** (14) adoptait une opinion intermédiaire à celles que nous venons d'exposer; il distinguait une partie produite par le tissu fibreux péricordal et une autre due à l'ossification des bases des arcs et du tissu conjonctif interposé à ces deux formations; **Gegenbaur** (2, 3), **Lotz** (11), **Cartier** (1) confirmèrent cette manière de voir. Mais ce dernier diffère des précédents en ce qu'il prétend que la partie la plus interne de la vertèbre débute par une ossification de la gaine élastique externe de la corde. **Gœtte** (4), allant encore plus loin dans ce sens, transporte cette ossification dans la gaine propre, compare la substance ferme de cette gaine à de la substance cartilagineuse, ce qui établirait une analogie entre les Téléostéens et les Sélaciens, et l'ossification qui s'y développe à de l'ossification enchondrale, comme dans les corps vertébraux des autres Vertébrés. Mais ces vues, qui semblent surtout guidées par des idées théoriques, appuyées sur des préparations insuffisantes, ont été vivement combattues par **Grassi** (3), qui, dans un travail très sérieux, confirme les données de **J. Müller**, **Gegenbaur**, **Lotz**, et distingue, dans le corps d'une vertèbre, les doubles cônes ostéoïdes ou osseux, développés dans le tissu fibreux péricordal, et le reste du corps formé par les bases des arcs et le tissu conjonctif qui les unit aux doubles cônes. Cette opinion semble, du reste, aujourd'hui, universellement admise.

Le processus intime de ce développement n'a pas été étudié. L'histogenèse du tissu squelettique des Téléostéens n'a été faite que par **Schmidt-Monnard** (24); mais il s'est limité à l'étude du crâne et de la ceinture scapulaire, laissant complètement de

côté la colonne vertébrale. Quant à **Klaatsch** (7), il s'est surtout borné à étudier les formations d'origine dermique.

Nous ne rappellerons que brièvement la disposition générale de la substance dure dans le corps d'une vertèbre de Téléostéen. Elle est, du reste, parfaitement connue. Ce sont des corps cylindriques extérieurement, dont les bases, creusées en entonnoirs, sont reliées par un étroit canal. Elles sont articulées par la circonférence de leur base. Par leur réunion bout à bout, elles forment un système creux moniliforme qui renferme la corde et ses enveloppes : la membrane propre et l'élastique externe de **Kœlliker**. Ces gaines de la corde sont fortement épaissies dans les espaces intervertébraux (fig. 1, *mp*) et vont en s'atténuant jusqu'au sommet de la vertèbre. Immédiatement en dehors de l'élastique externe, et reposant sur elle, vient le tissu squelettique. Nous avons vu que la partie interne prend naissance sous forme d'un double cône; elle conserve généralement encore cet aspect à l'état adulte, c'est-à-dire que l'on voit une masse de tissu squelettique, épaisse au niveau de la circonférence (fig. 1, *dc*), et qui va en s'atténuant jusqu'à la partie moyenne de la vertèbre, formant pourtant un revêtement continu à la corde, d'une extrémité à l'autre. Ce double cône est compact, ne possédant que dans sa région externe des espaces médullaires, d'abord rares, très étroits, en trainées longitudinales, (fig. 1, *cm'*, *cm''*), puis plus nombreux et plus grands, représentant un système de cavités communicantes, mais conservant toujours une disposition longitudinale; la substance dure se montre alors sous l'aspect de travées principales, parallèles à la direction du double cône (fig. 1, I) et reliées par des travées transversales de moindre épaisseur.

Les articulations de ces vertèbres sont formées, simplement, par la présence, contre l'élastique externe, au lieu du tissu que nous venons de décrire, de grandes masses de tissu fibreux allant d'une vertèbre à l'autre et appelées par **Kœlliker** *ligament intervertébral externe* (fig. 1, *l. intv*). Les faisceaux fibreux constituant ces ligaments sont beaucoup plus épais et ordonnés bien plus régulièrement en dedans qu'en dehors. Entre les travées externes du double cône on n'a plus que des fibres analogues à

celles qui se trouvent à la périphérie de toute la vertèbre. La partie la plus interne du ligament mérite une mention spéciale. Elle est formée d'une substance sans cellules, homogène (fig. 1, *l. intv. p. in*), ressemblant assez à celle de la gaine propre, dont elle est cependant séparée par l'élastique externe, mais ne se colorant pas de la même façon par la safranine. Cette partie du ligament intervertébral se prolonge sans modification dans le corps, où elle se montre quelque peu différenciée du reste du double cône dont elle occupe la région interne.

La portion des corps vertébraux qui ne dérive pas des doubles cônes se présente sous l'aspect de travées irrégulières entrecroisées en réseau. Elles forment pourtant, d'une manière générale, un système dont les parties constituantes sont, les unes rayonnantes du centre de la vertèbre à sa périphérie, les autres parallèles à sa surface. Il y a de grandes différences, suivant les espèces, dans l'épaisseur de ces travées, et leur importance par rapport à celle des cavités médullaires. Si les genres *Merlucius* (fig. 2, T), *Lophius*, présentent des travées très minces, avec des cavités médullaires très grandes, les Cyprinidés présentent des travées épaisses, mais conservent des cavités médullaires assez grandes, tandis que *Trachinus* se signale à la fois par la grande épaisseur des travées et l'étroitesse des espaces médullaires.

Comment sont constituées les travées? Ici, nous avons une distinction à établir entre les divers groupes de Téléostéens. C'est **Kœlliker** (9, 10) qui, le premier, en 1858, a formulé nettement cette particularité, seulement entrevue par lui-même en 1853 (8), puis par **Queckett** (16) et **Mettenheimer** (12), que, parmi les Téléostéens, certains présentent des corpuscules osseux dans les pièces de leur squelette, tandis que la plupart n'en montrent aucune trace. Parmi les premiers sont les Physostomes, à l'exception de certains genres qui appartiennent aux familles des Siluroïdes, Cyprinodontes, Ésocidés, etc., et les seuls genres Acanthoptérygiens *Thynnus* et *Auxis*. Parmi les seconds sont tous les Acanthoptérigiens, à l'exception des deux genres cités, les Anacanthines, Pharyngognathes, Plectognathes, Lophobranches et quelques Physostomes.

Kœlliker avait déjà donné à ce tissu dur dépourvu de cellules

le nom de substance ostéoïde. Il inclinait à considérer cette formation comme voisine de la dentine; certains os de Téléostéens auraient même été de la dentine vraie, avec des canaux dentaires, par exemple chez *Fistularia*, *Sphyræna*, *Belone*, les Sparidés, les Squammipennes. Non seulement tous les auteurs ayant à leur disposition les procédés actuels de la technique n'ont pas retrouvé ces prétendus canaux dentaires, mais même **Schmidt-Monnard** (24) a indiqué quelle était la cause de l'erreur de **Kœlliker** en montrant que les fibres conjonctives qui pénètrent en de nombreux points dans la substance ostéoïde pour produire des formations analogues aux fibres de Sharpey des Vertébrés supérieurs, peuvent disparaître par la macération, et les places qu'elles laissent vides donnent l'illusion de canaux dentaires.

La substance ostéoïde peut présenter un aspect homogène, par exemple sur le pourtour de certaines cavités médullaires; elle se limite généralement alors, d'une façon très nette, contre les autres travées. Souvent elle montre un aspect strié, elle renferme de nombreuses fibres. Enfin, dans certains points tels que le double cône, elle est en entier constituée par de gros faisceaux dont il est facile de distinguer la constitution finement fibrillaire.

Le long des travées de substance ostéoïde, accolés à elle se montrent de nombreux noyaux (fig. 2, NO), presque toujours allongés et étroits, correspondant à des éléments anatomiques (fig. 3 et 4, *c*) que nous avons dernièrement décrits sous le nom de cellules propres de la substance ostéoïde. Il est difficile, en cet état, de voir les corps cellulaires auxquels appartiennent ces noyaux, sauf à l'extrémité en voie d'accroissement de certaines travées, où ils deviennent cubiques et même cylindriques, comme des ostéoblastes ordinaires.

Mais, pour étudier les cellules propres véritables, on est obligé de recourir au moyen que j'avais indiqué en ces termes (26) : « En parcourant une préparation, on aperçoit fréquemment une travée par sa surface; ce fait se produit d'autant plus souvent que des travées qui seraient vues par leur section se retournent sous le poids de la lamelle et se présentent de face.

Les noyaux se montrent, en ces points, arrondis et très plats. Sur les préparations fortement colorées à l'éosine hématoxylique, puis lavées et décolorées par l'acide formique, on constate que ces noyaux sont entourés d'une lamelle de protoplasma assez étendue, très mince et intimement accolée à la travée ostéoïde (fig. 3 et 4, *c*); ce protoplasma présente souvent quelques grosses granulations autour du noyau. Ces corps cellulaires sont lamelliformes, anguleux; de leurs angles partent un grand nombre de prolongements, les uns assez larges, la plupart filiformes, s'anastomosant d'une cellule à l'autre pour former un réseau compliqué; parfois, au point de rencontre de quelques-uns de ces prolongements, apparaît une petite lame protoplasmique, mince et sans noyau (fig. 8, LP). Quand ces cellules sont peu éloignées les unes des autres, et situées au niveau d'une gouttière ou d'un endroit quelconque où leur réseau protoplasmique ne peut pas s'étaler, elles sont réunies par des ponts protoplasmiques, parfois aussi larges que les corps cellulaires eux-mêmes. L'ensemble de ces formations recouvre les travées ostéoïdes d'une véritable nappe protoplasmique finement dentelée et d'une minceur extrême. »

Nous avons fait aussi remarquer que le tissu à corpuscules osseux possédait à la surface de ses travées, plus épaisses du reste que celles du tissu ostéoïde, les mêmes cellules plates que nous avons décrites chez ce dernier. Il est probable que ces cellules plates s'anastomosent avec les cellules osseuses véritables. Celles-ci ne nous paraissent pas présenter des particularités qui les distinguent nettement des cellules osseuses des Vertébrés supérieurs; les méthodes pour les mettre en évidence sont les mêmes; elles sont peut-être moins sujettes à se rétracter dans les cavités qui les renferment. C'est, d'ailleurs, surtout des cellules osseuses des Oiseaux qu'elles se rapprochent (22), à cause de l'état fibreux de leur substance fondamentale qui semble tout à fait analogue à la substance ostéoïde et présente les mêmes variétés; les prolongements protoplasmiques entourent d'un réseau à mailles circulaires ou polygonales les fibres qui y sont si abondantes. Dans le double cône, cette disposition est encore exagérée et les mailles circulaires sont

très grandes; les cellules, déformées par les faisceaux, affectent en ces points des aspects très bizarres.

Le genre *Thynnus* paraît cependant occuper une place toute particulière. Comme l'avait déjà indiqué Kœlliker, les cellules osseuses sont, pour la plupart, fusiformes, très allongées; sur les sections transversales, elles montrent une petite surface protoplasmique ronde d'où ne semblent pas partir de prolongements ramifiés. Ils sont très abondants dans les parties qui sont le résultat d'ossifications secondaires; il y en a beaucoup moins dans les parties non remaniées du double cône. Les cellules plates forment à la surface des travées un réseau magnifique qui contraste par sa complexité avec la forme simple des cellules osseuses.

La structure de la moelle qui occupe les espaces vides entre les cloisons ostéoïdes ou osseuses varie beaucoup suivant les espèces que l'on considère. En général, elle est formée par une trame de fibres conjonctives[1]. Les éléments du tissu fibreux qui environne la colonne vertébrale et aussi de celui qui forme la partie externe du ligament intervertébral s'insinuent entre les travées ostéoïdes, dans les espaces médullaires qu'ils remplissent. L'aspect de la moelle va en se modifiant de la périphérie au centre. Tandis que, dans les espaces médullaires les plus externes, ces fibres conjonctives sont encore grosses, parallèles entre elles, les cellules conjonctives ordonnées par rapport à ces fibres souvent bipolaires, dans les cavités plus internes ces fibres deviennent plus fines, plus disséminées (fig. 2, M), les cellules sont plus étoilées. Chez certains genres, une substance un peu granuleuse apparaît entre tous les éléments (*Merlucius*) et peut acquérir une consistance assez ferme (*Uranoscopus*). D'autres fois les fibres conjonctives, restées assez grosses, très abondantes, remplissent les cavités d'un feutrage dense et passent aux travées d'une façon si insensible qu'il est parfois difficile de distinguer leur limite exacte (*Lophius*).

1. Nous rappellerons que chez les Plectognathes on a décrit les espaces entre les travées comme occupés par une substance cartilagineuse (Queckett), mais nous n'avons pas pu examiner des vertèbres de ce groupe de Téléostéens.

Des capillaires accompagnent les traînées conjonctives qui pénètrent entre les cloisons osseuses (fig. 2, *v*). On les voit se diriger en ligne droite de la périphérie vers le centre, passant tantôt sur les travées, tantôt au-dessous. Dans les cavités médullaires plus grandes, ils s'entrecroisent en réseau; parfois, certaines de ces cavités sont très vastes, occupent toute la région moyenne du corps; le tissu qui les occupe est extraordinairement vasculaire, et doit jouer chez l'animal vivant le rôle d'une véritable éponge sanguine (*Belone*).

Les cellules fixes du tissu conjonctif ont, dans la moelle, une disposition générale un peu variable, suivant les espèces. Chez le Merlan, par exemple, elles sont étoilées (fig. 6, *cc*), à trois ou quatre prolongements très longs; parfois elles sont fusiformes. Souvent, les prolongements sont enroulés en vrille. Chez *Lophius*, le corps de la cellule est très réduit, les prolongements épais; la disposition fusiforme, extrêmement allongée est très fréquente.

Certains genres ne renferment presque pas de graisse dans leur moelle : *Merlucius*, *Lophius*, *Uranoscopus*. D'autres présentent seulement quelques vésicules graisseuses : *Peristedion*. Parfois ces cellules adipeuses montrent de nombreux prolongements étoilés : *Trachurus*. Enfin, beaucoup de genres ont leur moelle complètement envahie par la formation graisseuse, au point que l'observation des autres éléments de ce tissu en est rendue difficile : Cyprinides, *Conger*, *Platessa*, *Trachinus*.

On trouve quelquefois dans les cavités médullaires des cellules pigmentaires (*Belone*). Il y a de nombreux globules sanguins blancs et rouges extravasés. Enfin, on aperçoit souvent, surtout contre les travées, parfois dans les cavités médullaires ou accolés aux vaisseaux, des éléments particuliers qui se colorent fortement en prenant une apparence toujours opaque et très granuleuse, sous l'influence des couleurs d'aniline, du Kernschwarz. Ces éléments peuvent être petits et posséder un seul noyau (fig. 7, CG); il y en a de plus gros à deux ou trois noyaux et de géants qui en renferment six, huit et davantage (fig. 7, CNM). Ces noyaux sont généralement elliptiques, assez difficiles à mettre en évidence à cause de l'inten-

sité de coloration du protoplasma. Ces cellules sont souvent arrondies, on en voit d'ovoïdes, d'autres à contour irrégulier. Dans les régions où ces cellules sont abondantes, on voit quelques cellules propres de la substance ostéoïde à protoplasma plus épais, plus granuleux, se colorant plus fortement; leur contour est plus arrondi (fig. 7, COG); leur aspect est intermédiaire entre celui de leurs congénères et celui des cellules que nous venons de décrire. On voit aussi des cellules fixes du tissu conjonctif de la moelle présenter ces mêmes caractères. Enfin, on constate des anastomoses entre les cellules à noyaux multiples et les deux autres sortes d'éléments. Par leur aspect, le nombre de leurs noyaux, leur situation fréquente contre des parties de travées qui semblent rongées, leur accumulation sur le pourtour de grandes cavités qui subissent manifestement des remaniements, toutes ces raisons nous engagent à les assimiler aux myéloplaxes des Vertébrés supérieurs.

Nous avons parlé plus haut des cellules conjonctives de la moelle et vu qu'elles sont anastomosées entre elles. Mais elles sont, de plus, anastomosées avec les cellules propres de la substance ostéoïde (fig. 6). Ces rapports se voient plus facilement aux points où les fibres conjonctives qui arrivent sur une cloison ostéoïde affectent la forme d'une petite lamelle. Les cellules conjonctives sont alors situées à sa surface, étalées. Cette lamelle conjonctive se fond insensiblement dans la substance ostéoïde, et les cellules anastomosées à sa surface passent peu à peu aux cellules propres de la substance ostéoïde.

Ces rapports nous paraissent encore plus évidents si nous examinons l'édification d'une travée ostéoïde, comme celles, par exemple, que l'on rencontre toujours à la partie externe d'une vertèbre, au voisinage du ligament intervertébral. Du reste, des faits analogues ont été parfaitement décrits par **Schmidt-Monnard** dans divers os du crâne. On voit, au niveau de l'extrémité de ces travées, un certain nombre de cellules cubiques ou polyédriques, bien distinctes, appliquées directement contre la substance ostéoïde (fig. 2, N'O'). Entre ces cellules passent quelques fibres conjonctives qui, arrivées sur la travée, s'y fixent, et on les voit s'y continuer plus ou moins

nettement suivant les cas. En descendant un peu, c'est-à-dire en examinant des parties de la travée un peu plus âgée, on voit que les ostéoblastes cubiques qui en occupent l'extrémité passent à des cellules plus plates, et enfin on ne voit plus que des noyaux allongés correspondant à ceux que nous avons décrits comme appartenant aux cellules propres de la substance ostéoïde. En ces points, les fibres conjonctives, plus rares, s'insèrent obliquement contre la paroi (fig. 2).

Mais l'édification de la substance ostéoïde est surtout intéressante au niveau de l'insertion sur le double cône du ligament intervertébral (fig. 7 et 9). La taille d'un Poisson téléostéen continuant toujours un peu à s'accroître, on peut considérer cette région comme une surface d'ossification constante. Nous avons déjà fait remarquer que le ligament intervertébral et la substance du double cône sont tous deux formés de gros faisceaux de fibrilles. Les différents auteurs, **Gœtte** (4), **Grassi** (5, 6), ont bien indiqué que le double cône s'édifiait aux dépens du ligament intervertébral, mais aucun n'a insisté sur ce fait important qu'on suit parfaitement le passage des faisceaux de l'un dans l'autre.

Il semble même que les fibres du ligament intervertébral se groupent plus nettement en faisceaux pour pénétrer dans la substance ostéoïde. Les faisceaux se suivent parfaitement dans le double cône et leur disposition varie ensuite un peu suivant les espèces. Parfois, en effet, après un certain trajet, ils se recourbent en arc vers la gaine de la corde, parfois ils semblent se résoudre en un réseau de fibrilles primitives. Du reste, ces fibres longitudinales ne sont pas les seules qui existent dans le double cône; il y a certainement des fibres circulaires, ce que l'on voit facilement en enlevant, par raclage, de petites lamelles parallèles à la surface de cette région; on y trouve aussi quelques fibres rayonnantes. Les cellules conjonctives du ligament intervertébral se présentent comme celles des organes fibreux sous une forme très allongée (fig. 9, CL). Elles sont en plus grand nombre contre le double cône et contre la partie interne du ligament intervertébral, que nous avons signalée comme possédant une structure particulière. Au niveau de cette

dernière région, les cellules sont plus nombreuses, plus grosses, plus serrées les unes contre les autres que dans le reste du ligament. Elles doivent présider à l'accroissement en épaisseur de cette partie non cellulaire. Contre le double cône, le grand nombre des cellules correspond encore à l'activité qui se manifeste en ce point (fig. 9, CF). En outre, elles sont plus volumineuses que dans le reste du ligament. Elles ne sont pas pressées entre les faisceaux comme les cellules tendineuses, par exemple. Il y a un léger écartement des faisceaux fibreux; on voit souvent entre deux faisceaux parallèles deux cellules, l'une contre chaque faisceau. Il ne me semble pas que ces cellules soient terminées contre le double cône par une surface élargie, mais plutôt qu'elles soient fusiformes, avec un prolongement très fin, un peu engagé entre deux faisceaux du double cône. Il n'y aurait pas, en un mot, passage très brusque entre les deux parties considérées. D'ailleurs, l'ossification n'acquiert pas tout de suite toute sa perfection, et il est facile de voir, à la base du cône, les parties nouvellement formées colorées un peu différemment du reste (fig. 9, CDR). Ainsi les doubles cônes sont formés par l'ensemble des parties conjonctives constituant le ligament intervertébral, imbibées probablement et soudées entre elles par une sorte de ciment renfermant des sels calcaires. Quant aux cellules qui ont probablement présidé à la production de ce ciment, elles disparaissent devant ce processus.

La partie compacte, sans cavités médullaires, du double cône s'édifie ainsi en longueur; mais elle s'accroît aussi en épaisseur aux dépens des cavités médullaires disposées en traînées longitudinales, dont nous avons parlé plus haut (fig. 1, *cm'*, *cm''*). Parmi les plus internes de ces cavités, on en voit qui renferment seulement un ou deux noyaux, au point qu'elles pourraient en imposer pour des corpuscules osseux. D'autres contiennent seulement un capillaire et quelques éléments cellulaires. Il se produit probablement un dépôt de substance ostéoïde à l'intérieur des espaces médullaires, dépôt qui détermine leur rétrécissement progressif et l'atrophie des éléments situés dans leur intérieur.

Chez les Téléostéens qui possèdent des corpuscules osseux,

ceux-ci proviennent des cellules du ligament qui sont englobées dans le double cône. Il y a, à propos de cette région, une particularité à signaler. Dans les os des Oiseaux (22) auxquels nous avons comparé ces pièces squelettiques, les fibres sont parallèles à la surface d'ossification; les cellules sont aplaties parallèlement à cette surface et allongées dans le sens des fibres. Dans le double cône, chez le Gardon, par exemple, ou le Congre, la surface d'ossification est perpendiculaire à la direction des fibres; les corpuscules osseux sont aplatis parallèlement à cette surface d'ossification, et offrent alors une direction nettement transversale par rapport aux fibres (fig. 10, *co*). Chez le Thon, l'ossification de cette région présente des caractères tout particuliers, sur lesquels nous revenons plus loin.

Nous voyons ainsi que la partie des corps vertébraux des Téléostéens qui s'édifie aux dépens du tissu fibreux péricordal est produit par un processus exempt de toute préformation cartilagineuse. Est-ce à dire que le cartilage ne se rencontre jamais comme terme de passage au cours de l'évolution d'un corps vertébral? Loin de là, car la portion qui doit sa naissance aux bases des arcs vertébraux est, dans la grande majorité des cas, développée aux dépens du cartilage. La disposition typique du cartilage en forme de croix de Malte autour de la corde dorsale a été parfaitement décrite par Gœtte, Grassi, Scheele (25) et est aujourd'hui classique. L'importance de ces ébauches cartilagineuses est variable avec les espèces et avec la portion de la colonne vertébrale que l'on considère. Quand il y a raccourcissement dans le développement, le cartilage est peu développé et peut même ne pas exister du tout; il peut, au contraire, persister pendant toute la vie, en plus ou moins grande quantité. Quoi qu'il en soit, ce cartilage est soumis à une destruction, suivie d'une formation de tissu ostéoïde ou osseux. C'est là la marche générale de l'ossification aux dépens du cartilage; elle a été longuement décrite par Schmidt-Monnard avec toutes les variétés qu'elle présente dans le crâne de différents Téléostéens; il ne nous semble pas qu'elle en diffère essentiellement ici. Les tractus conjonctifs qui relient les arcs cartilagineux aux doubles cônes s'ossifient également.

Nous avons dit que le double cône ne se montre pas préformé à l'état cartilagineux. Cependant **Grassi** (16) a décrit dans les vertèbres de la région postérieure du tronc et antérieure de la queue, chez deux Brochets où ces organes présentaient des anomalies morphologiques, un tissu cartilagineux. Nous avons trouvé, dans la région caudale de *Thynnus*, dans le double cône, une formation très particulière, semblant tout à fait normale et qu'on ne peut s'empêcher de comparer au cas décrit par **Grassi**. Si l'on fait des coupes longitudinales de cette région, et si on traite par la méthode de Garbini ou par l'éosine hématoxylique, on voit du premier coup d'œil que la partie interne du double cône est occupée par une masse triangulaire, d'aspect cartilagineux (fig. 11, *ch*) qui va en s'effilant vers le sommet du cône. A un examen plus attentif on se rend compte que cette masse est formée d'un grand nombre de cellules, munies d'une capsule de chondrine (fig. 11, *cc*, fig. 12; *c*) très nette et à double contour, renfermant une masse protoplasmique rétractile comme celle des cellules cartilagineuses. Entre ces cellules se trouve une substance fondamentale (fig. 11 et 12, *ch*) formée par une pénétration intime de la masse ossiforme par de la chondrine répandue sous forme de fusées, de trainées fibreuses, de fibres très minces même, injectant partout la substance squelettique. Autour des capsules se montrent des nuages de chondrine un peu plus denses. Les cellules du ligament intervertébral passent insensiblement à celles de la masse en question. On voit plus distinctemeut ce passage vers la partie externe du triangle cartilagineux, car il ne se termine pas brusquement. La masse s'éparpille par petits groupes; on voit de petits amas de trois ou quatre de ces cellules cartilagineuses (fig. 11 et 13, *cc*); on en voit aussi de nombreuses, isolées. Elle sont situées entre les faisceaux fibreux du double cône, en traînées. Les formes de transition entre ces cellules et celles du ligament se voient nettement (fig. 13, *cr*, *cg*). Parmi les groupes de cellules enchâssées entre les faisceaux fibreux on en voit dont la capsule, tout en persistant d'une façon bien distincte, ne présente plus les caractères de la chondrine; le protoplasma est encore rétractile; plus près du ligament, on voit

des cellules encore rondes, volumineuses, mais qui ne sont plus rétractiles et n'ont qu'une mince pellicule. Enfin, on passe de celles-ci aux cellules ordinaires plates du ligament par toute une série d'intermédiaires facile à concevoir. On trouve encore entre les faisceaux fibreux de véritables cellules godronnées, qui rappellent de tous points celles que l'on trouve dans la gaine lamelleuse des nerfs (fig. 14). Comment se comporte cette masse cartilaginoïde en vieillissant? Examinons pour cela la partie interne du triangle et son sommet. Les tractus de chondrine semblent devenir plus rares et plus minces, puis disparaître peu à peu. Quant aux cellules, elles semblent parcourir une marche inverse de celle qui les a formées. Leur capsule de chondrine disparaît peu à peu, puis il semble que deux cas puissent se présenter : certaines doivent entrer en dégénérescence puis disparaître; mais d'autres doivent se transformer en cellules allongées de la substance fusiforme du Thon. On observe tous les termes de passage entre les cellules rondes qui succèdent aux cellules cartilagineuses et les cellules osseuses. Quoi qu'il en soit on ne peut s'empêcher de comparer ce processus de formation de cellules squelettiques à ce qui se passe dans les tendons des Oiseaux, au niveau des points où ces organes subissent des transformations ossiformes ou chondriformes, telles que celles qui ont été décrites par MM. **Ranvier** (17, 18) et **Renaut** (21, 23). Ce ne serait du reste que l'exagération, légitimée du reste par la persistance des cellules, de ce fait que l'on observe dans la formation du double cône chez tous les Téléostéens, où les faisceaux conjonctifs s'écartent les uns des autres et où les cellules deviennent plus volumineuses. Le cas de l'ossification du Thon ne rentre donc pas dans une catégorie particulière en contradiction complète avec ce que l'on trouve chez les autres Téléostéens.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil sur les principaux faits que nous venons d'exposer, nous voyons que la formation de la substance ostéoïde, dans ce qu'elle a de plus primitif, consiste dans la transformation d'amas de faisceaux conjonctifs en organes durs par l'imbibition d'une substance renfermant des sels calcaires, et dans la disparition, dans la grande majorité des

cas, des cellules interposées, tandis que la surface en est toujours abondamment pourvue. C'est dans une ossification moins primitive que les fibres deviennent moins abondantes ou même très rares.

Il nous a été possible de mener à bien ces recherches grâce à l'abondance et à la fraîcheur des matériaux qu'il nous était facile d'avoir à notre disposition au laboratoire d'histologie de l'École de Médecine de Marseille. Nos pièces étaient généralement fixées au liquide de Flemming, puis décalcifiées par le procédé à la phloroglucine. Mais, dans certains cas, nous nous sommes montré très satisfait de la liqueur de Perenyi, employée à la fois comme fixateur et décalcifiant. L'inclusion des pièces à la paraffine, en outre des déformations qu'elle fait subir aux éléments anatomiques, les durcit considérablement, au point de rendre impossible la mise en coupes. La celloïdine nous a donné de meilleurs résultats. Mais presque toujours nos pièces, durcies par l'alcool, avec ou sans passage préalable dans la gomme, étaient coupées au microtome de Malassez. Un des principaux avantages de cette méthode est que les coupes subissent ensuite une véritable dissociation très favorable à leur interprétation. Nous avons essayé aussi des dissociations véritables, mais il est évident que le tissu considéré ne s'y prête pas.

Les méthodes de coloration ont eu pour nous une importance exceptionnelle, et nous en avons essayé un très grand nombre. Les meilleures sont incontestablement les suivantes : pour tout ce qui a trait à la délimitation exacte des formes de cellules, la coloration intense à l'éosine hématoxylique ou à l'éosine simple, puis la décoloration par l'acide formique; pour les différenciations de substances fondamentales et la détermination de la place des noyaux, la double coloration au bleu d'aniline et à la safranine employés suivant la méthode indiquée par Garbini. Tous les carmins nous ont donné des résultats insuffisants, à cause de la trop grande affinité qu'ils manifestent pour la substance ostéoïde et de l'opacité qui en résulte.

Bibliographie.

1. Cartier. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule. *Zeitschrift für wiss. Zoologie.* XXV suppl. 1875.
2. Gegenbaur. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, 1862.
3. — Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft*, Bd. III.
4. Goette. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. *Archiv für mikroscopische Anatomie*, Bd. XVI.
5. Grassi. — Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwickelung der Wirbelsäule der Teleostier. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. VIII. H. 3. 1882.
6. — Lo sviluppo della colonna vertebrale nei Pesci teleostei. *Atti della R. Accademia dei Lincei*. 1882-83.
7. Klaatsch. — Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XVI. 1890.
8. Koelliker. — *Zeitschrift für wiss. Zoologie*, IV. p. 360. 1853.
9. — Ueber verschiedene Typen in der mikroscopischen Structur des Skelets der Knochenfische. *Verhandlungen der physicalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg*, 18 déc. 1898.
10. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1889.
11. Lotz. — Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden. etc. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. Bd. XIV. 1864.
12. Mettenheimer. — Anatomisch-histologische Untersuchungen über den *Tetragonurus. Abhandlungen der Senkenb. Gesellsch.*. I.
13. Aug. Müller. — Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. *Arch. für Anatomie und Physiologie*, 1893.
14. J. Müller. — Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. 1834-1845.
15. Pouchet. — Développement du squelette des Poissons osseux. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XI et XIV.
16. Queckett. — *Histological Catalogue of the College of Surgeons of England*. vol. II.
17. Ranvier. — Des plaques chondroïdes des tendons des Oiseaux. *C. R. Académie des Sciences*, t. CVIII, p. 433.
18. — Des organes céphaloïdes des tendons des Oiseaux. *C. R. Académie des Sciences*, t. CVIII, p. 480.
19. Rathke. — Bildungs-und Entwickelungsgeschichte des *Blennius viviparus* oder des Schleimfisches. *Abhandlungen zur Bildungs-und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere, II.*
20. — Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere, 1861.
21. Renaut. — Recherches sur la transformation vésiculeuse des éléments cellulaires des tendons. *Archives de physiologie*, 1872.
22. — Sur le tissu élastique des tendons des Oiseaux. *Archives de physiologie*. 1875.
23. — Sur les cellules godronnées et le système de soutènement intravaginal des nerfs des Solipèdes. *C. R. de l'Académie des sciences*. 22 mars 1880.
24. Schmidt-Monnard. — Die Histogenese des Knochens der Teleostier. *Zeitschr. für wiss. Zoologie*, Bd. XXXIX. 1883.
25. Scheele. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. *Morphol. Jahrbuch*, Bd. XX. H. 1. 1893.
26. Stephan. — Sur les cellules propres de la substance ostéoïde des Poissons téléostéens. *C. R. de la Société de Biologie*, 22 mai 1898.
27. Vogt. — Embryologie des Salmones. 1842.

Explication de la planche XV [1].

Fig. 1. — Articulation de deux vertèbres de Merlan, coupe longitudinale; coloration au bleu d'aniline et à la safranine. Obj. 3 de Leitz. — *cc*, restes de cellules de la corde; *mp*, membrane propre; *me*, membrane élastique externe; *l. int.* ligament intervertébral; *l. int. p. i.* partie interne, différenciée du ligament intervertébral; *ds*, double cône; *cm*, cavité médullaire; *cm'*, cavités plus petites, en trainées longitudinales; *cm''*, cavités très réduites; *T*, travée ostéoïde; *n*, noyaux; *f*, fibre pénétrant dans le double cône.

Fig. 2. — Travées ostéoïdes d'une vertèbre de Merlan. Bleu d'aniline et safranine. Obj. 7 de Leitz. — *T*, travée; *NO*, noyaux des cellules propres de la substance ostéoïde; *N'O'*, noyaux des ostéoblastes d'une travée en voie d'accroissement; *NC*, noyaux de cellules conjonctives; *M*. moelle; *V*, vaisseaux; *FC*, fibres conjonctives.

Fig. 3. — Cellules propres de la substance ostéoïde d'une vertèbre de Merlan. Éosine hématoxylique et acide formique. Obj. 12 immers. de Leitz. — *T*, travée; *C*, cellule; *LP*, lamelle protoplasmique.

Fig. 4. — Cellules propres de la substance ostéoïde d'une vertèbre de Merlan. Éosine hématoxylique et acide formique. Obj. 12 immers. de Leitz. —*C* , cellule; *TC*, travée en coupe transversale; *TF*, travée vue de face.

Fig. 5. — Cellules plates de la substance ossiforme d'une vertèbre de Thon. Éosine hématoxylique et acide formique. Obj. 12 immers. de Leitz. — *C*, cellule; *T*, travée.

Fig. 6. — Portion d'une cavité médullaire d'un vertèbre de Merlan. Éosine hématoxylique et acide formique. Obj. 12 immers. de Leitz. — *TO*, travée ostéoïde; *T'O'*, sa partie plus superficielle; *CO*, cellule de la substance ostéoïde; *CC*, cellules conjonctives de la moelle; *FC*, fibres conjonctives; *SG*, substance granuleuse.

Fig. 7. — Cellules à noyaux multiples d'une vertèbre de Merlan. Éosine et glycérine formiquée. Obj. 12 immers. de Leitz. — *I*, travée; *CO*, cellule propre de la substance ostéoïde; *COG*, une de ces cellules devenant plus granuleuse; *CG*, cellule granuleuse ronde à un seul noyau; *CMN*, cellule granuleuse ronde à plusieurs noyaux.

Fig. 8. — Coupe transversale du double cône chez le Gardon. Éosine et acide formique. Obj. 12 immers. de Leitz. — *C*, cellules; *MR*, mailles rondes circonscrites par les filaments.

Fig. 9. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône dans une vertèbre de Merlan en coupe longitudinale. Éosine hématoxylique et acide formique. Obj. 12. immers. de Leitz. — *DCA*, double cône, partie

1. Tous les dessins sont faits à la chambre claire de Leitz avec projection à la hauteur de la préparation.

anciennement formée; *DCR*, double cône, partie plus récente; *FDC*, faisceau du double cône ; *FL*, faisceau du ligament; *CF*, cellules du ligament produisant le double cône; *CL*, cellules ordinaires du ligament.

Fig. 10. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône chez le Gardon. Éosine et acide formique. Obj. 12 immers. de Leitz. — *LI*, ligament intervertébral; *DC*, double cône; *co*, cellule osseuse; *CF*, cellule du ligament formant le double côné.

Fig. 11. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône chez le Thon. Bleu d'aniline et safranine. Obj. 3 de Leitz. — *LI*, ligament intervertébral; *lc*, limite interne du double cône contre la corde; *FDC*, fibre du double cône; *CH*, chondrine; *CC*, cellules cartilagineuses : *CR*, cellule à protoplasma rétractile; *VS*, vaisseau sanguin; *M*, cavité médullaire.

Fig. 12. — Substance cartilaginiforme du double cône du Thon. Bleu d'aniline et safranine. Obj. 12, immers. de Leitz. — *DC*, double cône: *CH*, chondrine; *C*, capsule d'une cellule cartilagineuse; *P*, protoplasma rétracté d'une de ces cellules.

Fig. 13. — Portion de l'insertion du ligament intervertébral sur le double cône chez le Thon. Bleu d'aniline et safranine. Obj. 12 immers. de Leitz. — *FLI*, fibre du ligament intervertébral; *FDC*, fibre du double cône; *CLI*, cellule du ligament intervertébral; *CG*, cellules plus grosses et gonflées; *CR*, cellules encapsulées à protoplasma rétractile; *CC*, cellules cartilagineuses entourées d'un petit nuage de chondrine.

Fig. 14. — Cellules godronnées du double cône du Thon. Bleu d'aniline et safranine. Obj. 12 immers. de Leitz.

SUR QUELQUES ÉLÉMENTS

DES

GANGLIONS OPTIQUES CHEZ LES DÉCAPODES

Par Em. **RÁDL**

Travail du laboratoire de zoologie et d'anatomie comparée de M. le professeur Vějdovský, à l'Université tchèque de Prague (Bohême).

PLANCHE XVI

A chaque œil bien différencié, en tant qu'instrument extérieur qui reçoit et concentre sur la rétine les rayons lumineux, appartiennent un ou plusieurs ganglions nerveux qui sont situés entre l'œil et le cerveau; un tel ganglion existe chez les Vertébrés et les Céphalopodes. Mais on a réussi à le décomposer d'après les beaux travaux de **Cajal** (sur la rétine des Vertébrés), et de **Lenhossék** (sur le ganglion optique des Céphalopodes) en deux parties : la rétine proprement dite et le ganglion optique. Dans les yeux composés des Crustacés et des Insectes il y a plusieurs ganglions situés les uns après les autres. Ordinairement nous en voyons trois (Hexapodes) ou quatre (Décapodes) quoiqu'il soit possible qu'il y en ait moins (par exemple dans les Isopodes on n'en a décrit qu'un ou deux). Ces ganglions des Arthropodes sont composés de cellules ganglionnaires de grandeur et de forme différentes, de fibres nerveuses d'épaisseur inégale et principalement d'un réticulum nerveux (la « Punktsubstanz » de Leydig) qui prévaut par sa masse et sa signification morphologique et peut-être physiologique.

Il est naturel que les ganglions optiques aient été étudiés non seulement par ceux qui ont examiné l'œil proprement dit, mais aussi par ceux qui se sont occupés de l'étude du système ner-

veux central; la littérature de cette matière est immense. — En présentant un aperçu des travaux sur le système nerveux des Crustacés, je les partagerai en deux parties : dans la première, je rapporterai le plus complètement possible des travaux relatifs à la morphologie du système nerveux des Crustacés pour ce qui a trait à la morphologie des ganglions optiques; dans la deuxième, je comparerai les différentes opinions sur la structure du réticulum nerveux. Je ne prétends pas cependant avoir cité tous les ouvrages de ce genre publiés jusqu'à ce moment.

I. Les matériaux étudiés qui se multiplient de jour en jour et les méthodes de recherches plus parfaites conduisirent peu à peu à reconnaître le nombre et la forme des ganglions optiques, puis les directions des éléments qu'ils renferment. On s'efforçait naturellement en profitant des connaissances acquises à découvrir le rapport entre les ganglions optiques des Arthropodes et d'autres animaux (Vertébrés). Mais la structure des ganglions optiques est si compliquée qu'on ne peut s'étonner de ce que bien des auteurs n'ont pas dépassé la description des parties morphologiques, et encore les travaux récents, quant aux résultats, ne contiennent souvent rien de nouveau. La méthode de Golgi et celle d'Ehrlich, qui ont rendu de si grands services aux autres parties de l'histologie, n'ont pas encore éclairé les relations des ganglions optiques dans l'œil composé; ce que **Parker** (95), qui s'est servi de ces méthodes, nous a démontré, est, comme je l'ai reconnu aussi par mes méthodes d'autrefois, trop schématique pour servir de fondement aux études théoriques et comparées.

Abstraction faite des courtes notices de **Blainville** (22), **Audouin** (28) et de **Milne-Edwards** (28-34), ce fut **Dujardin** (50) qui observa pour la première fois plus soigneusement le cerveau des Arthropodes, mais assurément seulement avec le microscope, les aiguilles et les moyens éclaircissants. **Dujardin** avait déjà vu une coloration plus foncée du lobe olfactif, mais en observant le cerveau *in toto* il ne réussit pas à se faire une idée de la cause de cette coloration. **Leydig** (57, 64 *a*, 64 *b*) ne s'est pas servi non plus d'une autre méthode que **Dujardin**, mais il est parvenu à des résultats plus nets. Il a décrit le ganglion optique de l'Écrevisse; il y a observé de grandes et de petites cellules, la

« Punktsubstanz » et le nerf optique; il a trouvé dans le ganglion des espèces de couches, un croisement des éléments et un arrangement radiaire du réticulum nerveux (nœuds). **Leydig** nous a donné la première image schématique des ganglions optiques; il a comparé l'aire des parties sombres du lobe olfactif avec la segmentation de l'œuf et il pensa qu'il y a dans le lobe des cellules ganglionnaires nues d'où sort le nerf se dirigeant vers les antennes.

Les recherches d'**Owsjannikow** (61) et de **Walter** (63) ne sont pas d'accord avec les travaux suivants, et pour cette raison je les passe sous silence.

G. O. Sars (64) a étudié le ganglion optique dans la *Mysis* (sur les préparations *in toto*) et a décrit la division des ganglions optiques en quatre parties. Il a observé (comme **Leydig**) la structure des ganglions optiques en couches et en rayons, et pense que les rayons se composent de fibrilles nombreuses.

Lemoine (68) décrit dans le ganglion optique de l'Écrevisse cinq couches dont deux appartiennent à l'œil proprement dit. C'est **G. Bellonci** qui a donné la première image nette de la composition des ganglions optiques. Il a décrit dans une série de travaux (78-86) le système nerveux central de différents types des Arthropodes, et cela sur des séries de coupes comme l'avait fait déjà **Owsjannikow**. **Bellonci** a trouvé qu'il y a dans les Insectes trois ganglions optiques, dans les Podophthalmes (*Squilla mantis*) quatre, dans les Isopodes deux. Ces ganglions sont réunis dans le cerveau au lobe olfactif de la partie opposée, formant ainsi un chiasma optico-olfactif. **Bellonci** a divisé le quatrième ganglion optique des Podophthalmes en trois parties et a énoncé l'hypothèse que ce ganglion représente à un certain degré par sa fonction les calices « Pilzhutförmige Körper » des Insectes. Il ne voulut pas regarder comme homologues ces deux formations; au contraire il regarda le dernier ganglion optique des Crustacés comme une partie différenciée du troisième ganglion; les relations plus primitives dans les Isopodes le montrent, à ce qu'il dit.

J. Dietl a reconnu dans ses trois travaux (76, 78 *a*, 78 *b*) que les endroits foncés du lobe olfactif ne sont pas des cellules,

mais qu'ils sont composés d'un tissu nerveux « Marksubstanz ». Je dirai plus tard de quelle manière il s'est représenté ce tissu. **Dietl** suppose, différemment de **Bellonci**, que le ganglion olfactif entier des Crustacés représente les calices des Insectes. Il fut conduit à cette hypothèse par l'arrangement compliqué des lobes dans les Décapodes.

Em. Berger (78) a suivi les rapports du cerveau et des ganglions optiques dans plusieurs représentants des Arthropodes et a donné beaucoup de nouveaux détails sur la morphologie de ces formations; il a indiqué l'enchaînement morphologique des calices et des ganglions optiques et en a conclu que les calices ont le rôle physiologique de porter à la connaissance les impressions de la vue. Il soutient ensuite avec **Dietl** que le lobe olfactif des Décapodes représente les calices des Insectes. **Berger** a établi aussi l'histologie du premier ganglion optique de l'Écrevisse, ce que je mentionnerai encore plus tard.

K. R. Krieger (78, 80) a suivi pour la première fois des séries complètes de coupes du cerveau de l'Écrevisse et a reconnu de cette manière la forme entière et la position des endroits foncés dans le lobe olfactif; il les a nommés « pyramides » à cause de leur forme, mais il ne s'est pas expliqué positivement sur leur signification histologique; il les considéra comme de la « Punktsubstanz » différenciée. Il pense avec **Dietl** et avec **Berger** que le lobe olfactif a une double fonction : une fonction visuelle (analogue à celle des calices) et une fonction auditive. Quant aux ganglions optiques, il ne les a pas examinés.

C. Claus (79) a trouvé que les faisceaux nerveux allant aux doubles yeux des Phronimides se croisent; cette observation intéressante resta inaperçue; **Chun** (96) et **Zimmer** (67) disent même que la construction des ganglions optiques des Crustacés et des Insectes à yeux doubles ne diffère point de celle des ganglions ordinaires; mais l'image même que **Zimmer** donne de ces ganglions, bien que schématique, le contredit. Il se peut que l'éclaircissement de ces relations puisse contribuer à la connaissance de la signification du croisement des fibres nerveuses dans les yeux simplement construits.

H. Grenacher (79) a donné, dans sa grande étude sur les yeux

des Arthropodes, la description des ganglions optiques dans la *Mysis*; il résulte de sa description que le premier ganglion optique de la *Mysis* ne diffère point essentiellement des ganglions des Décapodes. Aussi les autres ganglions optiques, dans lesquels **Grenacher** s'est moins occupé des rapports histologiques, répondent au moins par leur nombre aux relations qu'on observe chez les Décapodes.

C'est **H. Viallanes** qui a fait les recherches les plus détaillées sur le ganglion optique et sur le cerveau des Arthropodes. Ses études sur les centres nerveux et les organes des sens des Arthropodes (82, 84, 85 *a*, 85 *b*, 87 *a*, 87 *b*, 91, 92) sont les travaux les plus consciencieux dont il faudra toujours tenir compte quand on voudra avancer dans ce domaine. Il faut regretter qu'il n'ait pas été permis à **Viallanes** de tirer des conclusions générales des nombreux matériaux morphologiques qu'il a amassés, et il est donc difficile de se prononcer sur les travaux de **Viallanes**, puisqu'il n'a pas réussi à formuler une théorie complète ni histologique ni physiologique. Il n'est pas possible de résumer ses renseignements détaillés en peu de mots. Quant au quatrième ganglion, **Viallanes** partage l'opinion de **Bellonci**, à savoir que ce ganglion est analogue aux calices des Insectes, mais non pas le lobe olfactif.

R. Köhler (87 *a*, 87 *b*) a étudié le cerveau du *Gammarus* et de la *Mysis* et a trouvé qu'il n'y a pas une différence essentielle entre la structure du cerveau des Amphipodes et des Schizopodes et celui des Crustacés qui ont été déjà examinés.

G. H. Parker (95) a traité les ganglions optiques de l'Écrevisse suivant les méthodes d'Ehrlich et de Golgi et ne s'est servi des méthodes plus anciennes que pour pouvoir comparer; il a donné un schéma du trajet des éléments nerveux dans les ganglions optiques après avoir montré que chaque ganglion représente une transition des uns aux autres. Il a énoncé une hypothèse sur la manière dont le croisement des fibres nerveuses entre les ganglions optiques des Arthropodes tire son origine. En s'appuyant sur l'opinion de **Claus** que la cause du croisement des fibres nerveuses est une pression mécanique exercée pendant leur croissance, **Parker** soutient qu'un croisement n'existe pas

dans les jeunes Écrevisses et que les nerfs vont directement d'un ganglion à l'autre et dans le cerveau. Mais dans le développement ultérieur, le premier ganglion croît vers l'intérieur, le deuxième vers l'extérieur, le troisième encore vers l'intérieur et le quatrième vers l'extérieur; de cette manière il arrive que de nouveaux éléments s'accroissant dans le premier ganglion, par exemple à droite, se joignent à de nouveaux éléments s'accroissant à gauche dans le deuxième ganglion, et ceux-ci encore aux éléments foncés de la troisième série, etc.

A. Bethe (97 *a*, *b*, *c*) a étudié en employant le bleu de méthylène et d'autres méthodes modernes le système nerveux central du *Carcinus mœnas*, principalement au point de vue physiologique. Il a trouvé que le nerf optique de ce Crabe ne contient pas moins de 23 éléments nerveux essentiellement différents à partir de sa terminaison et croit même vraisemblable qu'il y en a encore davantage. **Bethe** suppose avec **Nansen** — contrairement à l'opinion de **Lenhossék** — que ce n'est pas la cellule nerveuse mais le réticulum qui est le centre physiologique des phénomènes réflexes. Je passe sous silence ses idées sur la structure fibrillaire des fibres nerveuses et celles d'autres savants, puisque je n'ai pas l'intention de m'occuper de cette question dans cette étude.

Je mentionnerai quelques détails des travaux de ce savant et des auteurs cités ci-dessus.

Après avoir terminé l'aperçu historique des travaux sur les ganglions optiques, je passe à l'exposé historique de la seconde question, beaucoup plus compliquée, à savoir la valeur morphologique du réticulum nerveux. Les opinions sur la structure du réticulum nerveux, sans tenir compte des points de détail, peuvent se classer ainsi :

1° La « Punktsubstanz » de **Leydig** est formée des prolongements de cellules ganglionnaires pelotonnés sur eux-mêmes et constituant ainsi une masse homogène, à la surface de laquelle les cellules ganglionnaires sont posées, envoyant vers l'intérieur des prolongements s'anastomosant entre eux ou ayant des terminaisons libres; 2° ou bien la « Punktsubtsanz » est composée

de deux masses : de prolongements ganglionnaires et d'un réticulum fondamental (qui a ou une fonction nerveuse ou une fonction de soutien).

Afin de mieux préciser, je me servirai de la nomenclature ordinaire et je formulerai les questions ainsi : la « Punktsubstanz » est-elle un réticulum de fibres ou un tissu? La « Punktsubstanz » n'est-elle composée que de neurodendrites ou renferme-t-elle aussi de la névroglie (en quoi lui peut-on attribuer aussi une fonction nerveuse)?

Dans la littérature relative à ce sujet nous trouvons les opinions suivantes :

1. **Leydig** (57) a décrit le premier le réticulum nerveux comme une partie indépendante du système nerveux et l'a nommée la « Punktsubstanz » à cause de son aspect. On y peut distinguer (64 *a*) :

a. Des fibrilles qui se disposent en certains endroits en faisceaux et forment des nerfs périphériques (qui proviennent en partie directement des cellules ganglionnaires);

b. Une substance protoplasmique fondamentale finement granuleuse.

En 1885, il a nommé le réticulum fibrillaire le spongioplasma et la masse fondamentale l'hyaloplasma.

Krieger (80), **Dietl** (79), **Vejdovský** (84, 87, 89), **Berger** (79), **Rhode** (93, 95) ont émis de pareilles opinions.

2. Suivant **Hermann** (75) des terminaisons des cellules ganglionnaires et des terminaisons des fibres nerveuses s'anastomosent ou deux à deux ou en plus grand nombre; il se forme dans le point où elles s'anastomosent un renflement qui représente la cellule nerveuse par sa valeur physiologique, mais non morphologique. **Schimkewitsch** (84) est d'accord avec lui.

3. Pour **Claus** (79) la « Punkstsubstanz » est formée :

a. Des prolongements des cellules multipolaires, analogues au tissu nerveux des Vertébrés, et

b. en plus grande partie d'un tissu conjonctif, analogue à la névroglie. Les fibres des nerfs périphériques sortent toujours des cellules : **Bellonci** (81), **Yung** (79), **B. Haller** (85, 86) l'ont décrit de pareille manière. Ce dernier a trouvé deux espèces de

réticulum dans la « Punktsubstanz » et seulement un réseau nerveux dans certains Mollusques.

4. D'après **Vejdovský** la « Punktsubstanz » des Vers se développe dans l'embryon de *Rhynchelmis* de la manière suivante : à l'endroit du futur réticulum nous trouvons de chaque côté quatre noyaux (sur la coupe transversale du corps), enveloppés d'un cytoplasma clair. Dans ce syncytium à quatre noyaux le cytoplasma et le karyoplasma augmentent plus vite que dans les cellules juxtaposées. Les nucléoles disparaissent peu à peu et les noyaux se rapprochent en s'accroissant; leur membrane disparaît et le cytoplasma forme autour d'eux une zone homogène. Les quatre noyaux de droite et les quatre noyaux de gauche se fusionnent, et les syncytiums droit et gauche envoient l'un vers l'autre un faisceau de fibrilles qui se fusionnent sur la ligne médiane et forment ainsi une sorte de commissure transversale. Le réseau du noyau devient plus clair, s'accroît aux dépens du cytoplasma environnant qu'il fait disparaître presque entièrement. La « Punktsubstanz » de Leydig est un réticulum indépendant qui résulte du gonflement des noyaux du réticulum. **Němec** a aussi observé un pareil développement embryonnaire du réticulum ; il a pu le suivre très bien dans les embryons du *Ligidium*.

5. **Waldeyer** désigne le réticulum nerveux comme « das moleculare mittlere Stratum » et ce « Stratum » est composé seulement de prolongements de cellules ganglionnaires d'épaisseur différente. Fondant son opinion sur les préparations faites par la méthode de Golgi, **Waldeyer** a adopté plutôt la terminaison libre des nerfs, mais les préparations de **Dogiel** (avec le bleu de méthylène) l'ont assuré qu'il y a des anastomoses entre les neurodendrites. Une opinion pareille a été émise par **Solbrig** (72), **Buchholtz** (63), **H. Schultze** (79), **Packard** (84, 85), **Eisig** (87), **Rawitz** (87), **Bethe** (97).

6. **Retzius** (90) constate que la « Punktsubstanz » entière se teint avec le bleu de méthylène et se compose d'un réticulum, qui, en se gonflant, forme des nœuds et dont les filaments sortant des cellules ganglionnaires ne s'anastomosent pas, étant enveloppés d'une masse fondamentale. **Parker** (92) et **Lenhossék** (95) ont la même idée.

7. Suivant **F. Nansen** (85, 87) le tissu nerveux est un réticulum de tubes nerveux qui se terminent librement, et l'aspect réticulé de ce tissu n'est qu'une coupe transversale de ces tubes.

8. **G. Pruvot** (85) a observé que le réticulum nerveux (avec des anastomoses) forme une couche superficielle de la masse entière, et la vraie « Punktsubstanz » en est au milieu comme la masse granuleuse la plus importante par sa fonction ; les filaments partant de la couche périphérique passent dans cette masse.

Ce résumé, où je n'ai pas tenu compte des différences de détails, montre que les opinions sur le réticulum nerveux sont aussi embrouillées que ce réticulum lui-même. Les savants qui ont travaillé en employant les méthodes d'autrefois diffèrent d'opinion ; ceux qui se sont servis de la méthode de Golgi soutiennent pour la plupart la terminaison libre (**Golgi** a adopté les anastomoses) ; les savants qui travaillent avec le bleu de méthylène décrivent ou la terminaison libre (**Retzius**) ou les anastomoses (**Dogiel, Bethe**). Ceux qui travaillent en suivant les méthodes de Golgi et Ehrlich ne voient dans le réticulum que des neurones ; les méthodes d'autrefois montrent à celui-ci une structure uniforme, à celui-là une structure différenciée. En résumant la littérature entière, je ne vois qu'une seule manière de voir qui ne s'appuie pas seulement sur une opinion individuelle et qu'on peut saisir avec certitude, ce sont les recherches embryologiques de **Vejdovský**, qui montrent clairement l'origine du réseau nerveux sans admettre d'autre explication. Au contraire, les résultats des recherches d'autres savants ne sont que l'expression d'opinions dont le mérite est déterminé par l'autorité plus ou moins grande de leurs défenseurs. Pour cette raison je m'appuierai dans ce qui suit seulement sur les recherches embryologiques de **Vejdovský**, et c'est en me plaçant à ce point de vue que je jugerai les opinions de mes devanciers.

Les différentes idées sur la structure du réticulum nerveux ont eu pour conséquence de faire attribuer à ce réticulum des appellations différentes.

C'est ainsi qu'il a été désigné sous le nom de « Punktsub-

stanz » par Leydig; de « Marksubstanz » par Dietl; de « moleculares mittleres Stratum » par Waldeyer; de « substance ponctuée » ou « médullaire » par Viallanes.

La masse entière du réticulum d'un ganglion fut désignée par les noms de « Punktsubstanzballen » (Leydig), de « glomérules olfactifs » (Viallanes) et de « globuli » (Bethe), ce qui indique la différenciation du réseau du lobe olfactif.

J'ai commencé l'étude des ganglions optiques des Arthropodes en visant deux buts : d'une part, je suis sûr que la différence entre la structure de l'œil simple et celle de l'œil composé se manifeste nécessairement aussi dans la différence de structure du centre nerveux en rapport avec ces yeux, et que la connaissance détaillée de cette différence contribuera à la connaissance des organes optiques en général; d'autre part, je serais heureux si j'arrivais à bien faire comprendre la constitution du réseau nerveux. Je sais très bien quelle difficulté nous présentent le premier et le second problème, et qu'il n'est pas possible de parvenir à un résultat définitif par une étude de si peu d'étendue. Je prie le lecteur de ne considérer ce mémoire que comme un premier essai destiné à servir de guide dans l'étude de ces questions.

Il y a, en effet, dans mon travail deux parties : 1° l'étude des centres optiques des Décapodes, et 2° la détermination de la valeur morphologique du réticulum nerveux.

Voilà pourquoi j'ai étudié la structure histologique des ganglions optiques et des éléments qui s'y rapportent. J'ai examiné les espèces *Virbius*, *Hippolyte*, *Palæmon*, *Homarus* et *Astacus*, et j'ai comparé les ganglions de ces animaux avec les ganglions du *Gammarus*. Ces espèces ont été fixées par le sublimé (froid ou chaud), l'alcool-sublimé et le mélange de Flemming; je me suis servi de différentes matières colorantes et je mentionnerai plus tard les résultats auxquels je suis parvenu en les employant. Je n'ai essayé la méthode de Golgi que depuis quelque temps, depuis que M. le docteur Studnička a eu la bonté de m'envoyer beaucoup de *Virbius* de la station zoologique de Naples, ce dont je suis bien obligé et à la station et à M. le docteur Studnička pour leur bienveillance; je n'ai pas

encore terminé mes recherches d'après cette méthode et j'en donnerai le résultat dans un travail particulier; je n'en parlerai ici qu'en tant qu'il sera nécessaire pour mieux comprendre le problème. Les Crustacés un peu plus grands, comme par exemple le *Palæmon*, mais surtout les Écrevisses et les Homards, ont la carapace très dure; je les ai décalcifiés avec l'acide nitrique à 6 p. 100. Pour les Décapodes plus petits il faut prendre soin que les pédoncules mobiles qui portent les yeux soient coupés en long, et non en travers, ce qui est souvent difficile à exécuter à cause de leur petitesse.

J'ai fait ces recherches dans l'Institut de zoologie et d'anatomie comparée de l'Université de Bohême, à Prague. Je profite de cette occasion pour adresser mes sincères remerciements au directeur de l'Institut, M. le professeur **Vejdovský**, qui a eu la complaisance de m'aider sans cesse de ses conseils dans mon travail et de suivre avec le plus vif intérêt mes études. Je suis aussi reconnaissant envers M. l'assistant, le docteur **Mrázek**, qui m'a initié à la technique microscopique, qui m'a pourvu de matériaux et m'a aidé pendant mes travaux de ses conseils.

Les ganglions optiques des Décapodes, principalement des petites espèces (*Virbius*, *Hippolyte*) surpassent en grosseur le cerveau entier; c'est principalement le quatrième ganglion (le plus proche du cerveau) qui excède tous les autres en grandeur. Le réticulum nerveux prévaut par sa masse dans chaque ganglion; il est d'une forme à peu près cylindrique, pour le dire en deux mots, et le cylindre est convexe sur le devant et concave sur le côté opposé. La forme de l'œil entier se répète de cette manière dans les trois premiers ganglions optiques; le quatrième ganglion est d'une forme irrégulière. La surface des sphères composées de réticulum est garnie de cellules ganglionnaires plus ou moins nombreuses qui envoient dans le réticulum des prolongements nerveux. Le réticulum même manque presque entièrement de cellules; il n'y a que çà et là un noyau de forme elliptique, prolongé dans la direction des fibres nerveuses. Ce noyau se teint plus intensivement que ceux des cellules ganglionnaires; il est analogue par son aspect extérieur aux noyaux des névroglies.

Les cylindres de réticulum nerveux représentent donc les ganglions optiques proprement dits et ils captivent les premiers notre intérêt, même dans une observation microscopique. Ils sont pourvus abondamment de substances alimentaires qui sont amenées dans le réticulum par des vaisseaux spéciaux. Quelques préparations me montrent, principalement dans le deuxième ganglion optique (à partir de son extrémité proximale), qu'un vaisseau s'étend au-dessous du réticulum, envoyant des branches qui se dirigent vers le haut dans le réseau, formant un angle droit. Un autre vaisseau s'étend pareillement au dessus et envoie aussi des branches vers le bas. Le mélange d'éosine et d'hématoxyline ou le mélange d'orange G et d'hématoxyline montre clairement ces vaisseaux, puisqu'ils les colorent intensivement en rouge ou en orange de manière qu'ils apparaissent comme injectés de cette matière colorante.

Les cellules ganglionnaires sont de forme et de grandeur différentes; de petites cellules prédominent dans les ganglions distaux, de grandes cellules avec un protoplasma abondant dans les ganglions proximaux. On ne voit dans les petites cellules, à première vue, que le noyau, avec une limite bien marquée, avec un nucléole et des grains de chromatine. Mais à un fort grossissement on voit à la place où le prolongement commence une sphère de protoplasma comme un épaississement de la fibre nerveuse. Ce n'est que **Dietl** (79) et **Krieger** (80) qui ont distingué des espèces différentes de cellules ganglionnaires dans le cerveau des Arthropodes, mais ils n'ont accepté comme critérium que leur grosseur. N'étant pas moi-même encore en état d'établir une distinction plus précise, je me contenterai d'imiter mes prédécesseurs et de diviser les cellules en petites et grandes. Mais la description qui va suivre montrera que, conjointement à la grosseur, la réaction vis-à-vis les matières colorantes est aussi décisive. En outre — et j'ose soutenir que c'est exclusivement — la position et le mode de terminaison peuvent déterminer leur vraie signification.

Les cellules ganglionnaires dans les ganglions optiques sont unipolaires comme la plus grande partie des cellules du système nerveux central des Invertébrés, bien qu'il y en ait aussi

de bipolaires. Ces cellules ne sont unipolaires qu'en ce sens que ce n'est qu'un seul prolongement qui sort de la cellule, mais il se divise tôt ou tard en deux branches, l'une centripète, l'autre centrifuge, pour employer la terminologie ordinaire.

Krieger (80) suppose que cette unipolarité a sa cause dans leur position spéciale : les cellules qui sont à la surface du réticulum y entrent par le chemin le plus court, c'est-à-dire par un seul prolongement, tandis que les cellules des Vertébrés qui sont situées au milieu du réticulum nerveux se ramifient de tous côtés. Mais un fait contredit l'opinion de **Krieger** : c'est que l'union des deux ganglions optiques n'est pas formée par des cellules bipolaires, comme nous le voyons dans les Vertébrés, mais par des unipolaires (fig. 1).

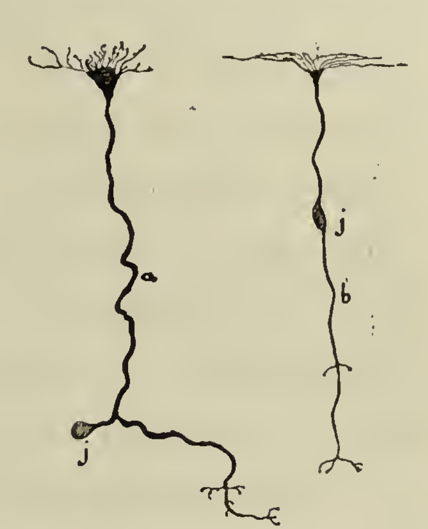


Fig. 1. — Neurodendrite unissant la rétine à l'epiopticum (ganglion opticum); *a*, type unipolaire de l'œil des Arthropodes; *b*, type bipolaire de l'œil des Vertébrés; *j*, noyau (cellule). (Figure schématique.)

Cette cellule unipolaire apparaît aussi là où on pourrait attendre *a priori* une cellule bipolaire; l'unipolarité n'est pas ici un phénomène accidentel, mais elle a une signification morphologique comme formation indépendante. En supposant même que l'unipolarité des cellules dans les ganglions optiques des Décapodes ne se soit pas réalisée exclusivement, *il y a pourtant dans cette unipolarité une différence morphologique essentielle entre les Arthropodes et les Vertébrés.*

C'est ce que j'ai cru nécessaire de dire en général pour les ganglions optiques, et je vais en donner maintenant une description plus détaillée. Mais il faut employer une claire terminologie, et il ne me reste qu'à définir les termes dont je me servirai. Puisque j'accepte l'opinion que c'est le réseau nerveux et non pas la cellule ganglionnaire qui est le centre physiologique de l'activité nerveuse, je n'ai pas à tenir compte de la position des cellules, mais seulement de celle de leurs dendrites, et par conséquent de celle du réticulum entier, et je regarde le ganglion proximal (le quatrième à partir de l'œil) comme le *lobe optique*. Je nomme avec **Hickson** le ganglion qui est situé

devant le lobe le *ganglion optique*, puis, aussi avec **Hickson**, le ganglion encore plus distal le *ganglion épioptique*; je nomme le ganglion marginal, y compris aussi les rétinules, la *rétine*.

Les ganglions optiques se suivent donc ainsi à partir de l'œil : la rétine, l'épioptique, l'optique, le lobe optique, le cerveau. Ces noms sont destinés d'abord à indiquer une orientation exacte, mais ils prétendent aussi à une argumentation morphologique.

Différents noms ont été employés dans la littérature pour désigner ces parties suivant le point de vue auquel les savants se sont placés. Je vais présenter ces différentes dénominations dans le tableau ci-contre, en y citant aussi les espèces dans lesquelles les ganglions optiques ont été examinés.

Les différents noms des ganglions optiques que je viens de citer montrent qu'il existe deux opinions des auteurs sur leur fonction physiologique; les uns (**Berger**, **Bellonci**) regardent comme rétine seulement le ganglion distal; les autres considèrent comme rétine tous les trois ou quatre ganglions optiques, en se fondant ainsi plutôt sur des données physiologiques qu'anatomiques, par exemple **Berger** [78], **Bellonci** [86]; je soutiendrai mon opinion jusqu'à ce que j'aie décrit tous les ganglions; maintenant je vais commencer par décrire le lobe optique et je continuerai ma description en allant du lobe vers la rétine.

Lobe optique (pl. XVI, fig. 1, 4 g.).

Je décrirai ce ganglion optique seulement d'après les données fournies par les méthodes d'autrefois, ne connaissant pas encore les résultats de la méthode de Golgi.

Le lobe optique des Décapodes (pl. XVI, fig. 1, 4), quatrième ganglion de **Parker**, masse médullaire terminale de **Viallanes**, est une formation très compliquée qui se compose principalement de réticulum, puis de plusieurs groupes de petites cellules à protoplasma très réduit et de nombreuses grandes cellules ganglionnaires. Son réticulum forme une masse dont je comparerais la constitution à un calice peu profond : son pied est le nerf optique, sa masse principale est le réticulum, dans la petite profondeur duquel sont implantés les

AUTEUR	ESPÈCES ÉTUDIÉES	1er GANGLION	2e GANGLION	3e GANGLION	4e GANGLION
Leydig (1857)	*Astacus*	Ganglionäre Retina			
G. O. Sars (1864)	*Mysis*	Segment extérieur	Segment médian	Segment intérieur	
Lemoine (1868)	*Astacus*	tous les ganglions = l'œil			
Berger (1878)	*Dytiscus, Æschna, Libellula, Musca, Apis, Pieris, Cossus, Macroglossa, Locusta, Gryllus, Acridium, Squilla, Astacus, Palinurus, Nephrops*	Retina	Äusseres Marklager	Inneres Marklager	?
Bellonci (1882)	*Squilla, Nephrops, Sphæroma, Idothea, Porcellio, Gryllotalpa, Musca*	Retina	Corpo stratificato	Corpo stratificato interno	a. C. emicissoidale b. C. reniforme c. C. allungato
Carrière (1885)		Peripheres Ganglion des n. opticus	Mittleres G. des n. o.	Gehirnganglion des n. o.	—
Hickson (1885)	*Periplaneta, Nepa, Musca, Agrion, Noctua, Sphinx, Acherontia, Apis, Vespa, Æschna Eristalis, Bombyx, Carcinus*	Periopticon	Epiopticon	Opticon	Opticon*
Viallanes (1884-92)	*Palinurus, Æschna, Vespa, Œdipoda, Caloptenus*	Lame ganglionnaire	Masse médullaire externe	Masse médullaire interne	Masse médullaire terminale
Parker (1895)	*Astacus, Branchipus*	1. optic. Ganglion	2. opt. G.	3. o. G.	4. o. G.
F. C. Kenyon** (1897)	*Apis*	Äussere Fibrillenschicht	Mittlere Fibrillenschicht	Innere Fibrillenschicht	Lobus opt. (Pilzhutf. Körper?)
Em. Rádl (1898)	*Astacus, Homarus, Virbius, Hippolyte, Nika*	Retina	Ganglion epiopticum	Ganglion opticum	Lobus opticus

M. **Hickson** a voulu ramener aussi les ganglions des Décapodes au modèle des trois ganglions; n'ayant pas étudié vraisemblablement une série complète de coupes il n'a pas vu le premier ganglion, dont il s'ensuit que dans le *Carcinus mænas* son « ganglion périoptique » répond au « ganglion épioptique », le « ganglion épioptique » au « ganglion optique », et le « ganglion optique » au quatrième ganglion. — Je ne peux mentionner que dans cette note au bas de la page cette erreur fâcheuse que la « Punktsubstanz » de Leydig sont des cellules (ou des noyaux) ganglionnaires; **Hickson** fut amené à cette idée probablement par le nom de « Punktsubstanz », car, à un faible grossissement, ces noyaux ressemblent vraiment à des points.

** D'après l'analyse du *Zool. Centralbl.*, 1898, H. 3.

ganglions distaux. Cette masse de réticulum n'est pas homogène; elle est plutôt partagée en plusieurs petits groupes, signalés déjà en partie par **Viallanes** et **Bellonci**, et dont je ne puis pas encore indiquer ni le nombre précis ni la signification; je peux seulement dire que les parties distales du lobe se composent d'un réticulum très épais, les proximales principalement de fibres nerveuses qui courent en différentes directions et font communiquer les diverses parties du tractus optique.

Le bord de tout le calice n'est pas régulier, mais il s'élève à la partie intérieure de l'œil (quand celui-ci regarde en avant, c'est-à-dire dans la direction de la ligne médiane du corps), formant un appendice qui, chez les grandes espèces, tient à la partie moyenne du lobe et ne le dépasse que de peu en avant, mais, chez les petites espèces, comme nous le faisons voir dans notre figure chez *Hippolyte* (fig. 1), il s'élève jusqu'à la moitié de l'epiopticum. A la partie extérieure le lobe se prolonge en un appendice étroit en forme de massue (fig. 1, et 8).

La figure d'orientation (fig. 1) nous fait voir une coupe de la partie inférieure du lobe chez *Hippolyte*. Sur les coupes pratiquées à peu près dans la partie moyenne de tout le lobe, tout le réticulum du lobe se confond et on ne voit qu'un mélange inextricable de fibres et de fibrilles formant plusieurs groupes indistincts; mais à la surface du lobe toute cette masse de réticulum s'arrondit, et c'est pourquoi nous voyons l'indépendance de ces groupes sur la coupe que j'ai construite et qui s'approche de la surface inférieure du lobe.

C'est **Bellonci** qui a d'abord partagé tout le lobe en trois parties plus précisément limitées (**Viallanes** le partage en deux); j'y vois une partie moyenne, une partie externe et une partie interne. La partie moyenne est une continuation directe du ganglion optique; elle reçoit aussi bien de celle-ci que des parties voisines du lobe des faisceaux de fibres nerveuses et fait voir une constitution très compliquée, étant formée de plusieurs groupes de réticulum.

Je décrirai ici la structure du réticulum comme je l'ai vue sur mes préparations, en ajoutant que cette description s'applique aussi, au moins dans ses grands traits, à tous les autres

ganglions. Le réticulum du lobe apparaît à un fort grossissement comme un tissu épais de fibrilles fines avec une substance interfibrillaire très finement granulée. J'appelle l'attention sur ce que la fixation tardive des pièces peut en changer profondément la structure ; par suite de l'imperméabilité de l'enveloppe calcaire de la tige oculaire, j'ai observé quelquefois des structures du réticulum très différentes ; dans quelques cas la quantité de la masse interfibrillaire était très réduite, dans d'autres tout le réticulum avait l'aspect d'une masse composée de gros et de petits granules très nombreux et seulement çà et là on pouvait constater quelques fibrilles. Il est certain que ces granules sont au moins en partie le résultat d'une mauvaise fixation ; et on pourrait nier entièrement la présence des granules dans les préparations normales, en considérant ces granules comme représentant les coupes transversales des fibrilles nerveuses. Quoi qu'il en soit, il reste toujours à expliquer la présence des granules sur les fibres mêmes, dont on peut constater également l'existence avec les méthodes ordinaires (fig. 2). Je sais bien qu'on les regarde aujourd'hui comme des productions artificielles, mais il ne faut point oublier que ce sont seulement certaines fibres qui montrent ces granulations, d'autres étant parfaitement lisses. Ne pouvant pas me faire encore une idée précise sur la situation de ces granules constants dans les divers éléments du réticulum, je montre seulement ici qu'on peut bien admettre avec certains auteurs qu'une partie des granules est produite artificiellement, tandis qu'une autre partie est constante dans le tissu même à l'état vivant.

Sur quelques préparations de *Gammarus*, fixées *in toto* par le liquide de Flemming, les contours précis des fibres dans le réticulum ont disparu, et à la place de ces fibres j'ai vu une masse de structure finement alvéolaire et des anastomoses très nettes entre les bords des alvéoles, rappelant la structure du tissu conjonctif ; on ne peut douter que cette structure du réticulum ne soit purement artificielle. Tous les détails de la structure du réticulum que je viens de citer disparurent dans les granulations et dans les alvéoles.

Quant à la question de la continuité ou de la contiguïté des

fibrilles dans le réticulum, je crois que les méthodes de conservation ordinaires ne peuvent la résoudre; j'ai vu des anastomoses incontestables dans les préparations très bien conservées, mais, ne pouvant jamais poursuivre les fibrilles à une distance plus considérable, je ne sais pas si ce sont des arborisations d'un même neurodendrite ou des anastomoses entre les neurodendrites voisines (la méthode de Golgi m'a montré dans les ganglions distaux seulement la contiguïté). Je ne peux non plus voir dans cette question de la continuité ou de la contiguïté l'importance qu'on y attache aujourd'hui; mes études et mon opinion résultant des controverses entre les auteurs sur ce point m'ont convaincu que les méthodes d'aujourd'hui, sans excepter celles de Golgi et d'Ehrlich, ne nous donneront pas une réponse décisive sur ce point et qu'il faudra une solution indirecte de ce problème : si la théorie du mouvement des dendrites était vraie, ne serait-elle pas un appui plus fort pour la contiguïté des dendrites que toutes les autres observations?

Quand le réticulum est bien conservé, ce sont l'hématoxyline de Delafield, l'orange-hématoxyline et l'hématoxyline-éosine qui colorent cette substance avec toutes ses différenciations; le paracarmin fait voir de même tous les éléments, mais avec une précision qui laisse beaucoup à désirer; le brun de Bismarck colore très bien les cellules et leur noyau et il différencie de même les divers éléments du réticulum (les noyaux de la névroglie des cellules nerveuses), mais il colore le réticulum très diffusément; en général les teintures foncées sont à cet égard les meilleures. Après avoir appliqué les méthodes de coloration que je viens de citer, nous serons surpris de trouver des différenciations singulières dans le réticulum du lobe, différenciations dont les auteurs, que je sache, ne font pas mention. Dans la matière fondamentale du réticulum on voit des *nœuds* de la substance réticulaire plus foncés que ce qui les entoure, parfois ressemblant beaucoup aux noyaux des cellules, mais facilement reconnaissables comme des éléments spéciaux. Ces nœuds sont presque aussi grands et de même forme que les noyaux des cellules situées sur les bords du lobe; parfois on peut constater un réticulum très fin dans ces éléments avec de petits gra-

nules sur les fibrilles de ce réticulum; la substance fondamentale de ces éléments se colore un peu plus que le réticulum non différencié, mais moins que les noyaux des cellules. Ces éléments appartiennent évidemment, quant à leur substance, au réticulum, car ils se colorent toujours comme celui-ci. Leur nombre dans le réticulum est très grand et leur situation réciproque est, dans les cas les plus nombreux, irrégulière; mais parfois j'ai pu constater une certaine régularité : quatre ou cinq nœuds sont situés autour d'un nœud central (qui peut manquer). Cependant, je reconnais que les exemples d'une telle régularité sont peu convaincants et je croirais volontiers que ce n'est que par hasard qu'ils se sont ainsi disposés, si dans les autres parties du système nerveux central leur arrangement régulier n'était pas évident, car ce n'est pas seulement dans le lobe optique qu'on peut trouver ces éléments. Dans les coupes des ganglions thoraciques, ces nœuds sont rangés en grands arcs parallèles au bord du ganglion; dans le lobe olfactif de *Homarus* (fig. 11) ils sont situés sur des cercles concentriques; dans l'epiopticum ils sont disposés en couches régulières comme le montrent les figures 4, 5, 6, 7, 9. On voit dans ces figures que la forme des nœuds peut être très variée et que c'est dans le lobe optique que ces différenciations sont les plus simples. Les contours de ces nœuds du lobe sont très peu précis et passent peu à peu dans le réticulum environnant. N'étant pas encore en possession des résultats de la méthode de Golgi, je ne peux pas avoir d'opinion précise sur le rapport de ces éléments avec les fibres nerveuses, mais je vais montrer ces relations dans les autres parties du tractus optique, ce qui leur donnera une signification bien importante.

Le réticulum du lobe optique se compose donc d'une substance fondamentale, homogène, ou plutôt finement granulée, dans laquelle courent des fibrilles dans toutes les directions, formant ainsi un tissu inextricable; dans ce tissu on trouve des nœuds plus intensivement colorés, constitués également de réticulum et de substance granulée.

C'est justement dans la partie moyenne du tractus que je viens de décrire qu'entrent les neuraxônes (**Kölliker**) de l'opti-

cum, de l'epiopticum et des parties voisines du lobe. Il ne m'a pas été possible de débrouiller le mélange des faisceaux des fibres nerveuses pour préciser la signification physiologique de cette partie du lobe, et j'espère que cela sera précisément possible par l'emploi des méthodes de Golgi et d'Ehrlich; aujourd'hui j'y vois la continuation directe des ganglions précédents au point de vue morphologique et physiologique.

Partie intérieure du lobe optique (proximale par rapport à la ligne médiane du corps). — Notre figure fait voir sa partie inférieure; plus haut elle est beaucoup plus compliquée et communique par les neurodendrites avec des parties voisines. Le réticulum de cette partie intérieure (chez *Virbius*) a une structure semblable à celle qu'on trouve dans la partie moyenne, mais il n'est pas aussi épais et n'est point divisé en parties plus ou moins denses (espèces de ganglions secondaires), formant un tout unique. Cette partie contient aussi des nœuds de même structure que ceux décrits plus haut; toutefois on peut les en distinguer : ils sont ovales, leur substance fondamentale finement granulée, contenant le réticulum, se colore plus intensivement que les portions environnantes, mais moins fortement que les nœuds du milieu du lobe; le réticulum est également ici moins épais. J'y ai vainement cherché un arrangement régulier; ils sont situés l'un à côté de l'autre dans toute l'étendue de cette partie du lobe. De même je n'y ai vu que de petites cellules ganglionnaires qui forment des neurodendrites *unissant la partie intérieure du lobe optique à la partie postérieure du lobe olfactif de l'autre partie du corps et formant ainsi le chiasma optico-olfactif.* Le trajet de ces fibres dans le cerveau a été déjà plusieurs fois décrit; mais on n'a jusqu'à présent rien su sur son origine (**Walter**, 63, **Bellonci**, 80. **Dietl**, 79; **Krieger**, 80; **Bethe**, 94).

La partie intérieure du lobe (fig. 1) est en grande partie indépendante du réticulum environnant; elle a une forme précise, celle d'un champignon à peu près, comme on le voit sur la figure; elle communique par un faisceau avec le lobe olfactif; ces détails anatomiques font voir que la partie intérieure du lobe est aussi physiologiquement un centre indépen-

dant ; mais je ne sais rien sur la fonction physiologique de cette partie.

Partie extérieure du lobe (fig. 1). — Ici, on ne peut distinguer les différenciations du réticulum en forme de nœuds; le réticulum est composé d'un tissu homogène de fibrilles dans la substance fondamentale. Par tout son aspect cette partie se distingue des précédentes; le réticulum n'est pas dense et les faisceaux nerveux sont beaucoup plus marqués; c'est le seul trait caractéristique que je puisse mentionner; dans la direction de l'opticum, la partie extérieure du lobe forme une espèce de massue (fig. 1 et 8). C'est une partie indépendante du réticulum communiquant seulement dans sa partie proximale par un faisceau de fibres avec le réticulum du lobe optique. Il se compose de trois massues plus petites, allongées, composées de réticulum foncé et qui, dans tout son aspect, excepté la forme en massue, rappelle les nœuds, et je ne vois pas pourquoi on ne devrait pas les considérer comme identiques à ceux-ci quant à leur structure. Dans les espaces moins épais du réticulum très fin des massues, on peut voir des fibres nerveuses plus grosses, longues et courtes. Sur les préparations faites avec la méthode de Golgi, j'ai vu quelques fibres nerveuses sortant de l'epiopticum entrer dans cette partie du lobe et former là des dendrites.

C'est peut-être tout ce que je pourrais dire sur le lobe optique. En comparant ma description à ce qu'on en a dit avant moi, il est évident que dans les détails j'ai pu donner pas mal de faits nouveaux, mais toutefois la signification du lobe reste aussi obscure qu'elle l'était. Je n'oserais pas soutenir que la partie externe et la partie moyenne, telles que je les ai décrites, forment deux centres indépendants au point de vue physiologique, comme je le tiens pour certain quant à la partie interne; je crois plutôt qu'on pourra les diviser en plusieurs centres physiologiques : ma description n'a touché que des traits généraux.

Mais, quoi qu'il en soit, il est toutefois certain que la structure du lobe n'a rien de commun avec celle des ganglions distaux que je vais décrire, comme le premier coup d'œil jeté sur la figure 1 nous le fait voir. Il faut mentionner que Bethe (97), a

trouvé dans le nerf optique (chez *Carcinus*) 23 fibres nerveuses différentes (allant aux diverses parties du cerveau); il est évident que la plupart de ces fibres sortent du lobe (quelques fibres sortent de l'epiopticum et de l'opticum) ; ce fait intéressant donnerait au lobe la signification d'un centre d'où l'excitation venant de l'œil se distribuerait dans les parties différentes du cerveau, et c'est pourquoi j'appelle cette partie du tractus optique *le lobe optique*, voulant ainsi marquer son analogie avec le lobe optique (au sens physiologique), comme il est connu par exemple chez les Oiseaux.

Chez les Insectes le lobe optique manque entièrement; l'opinion que ce sont les calices et leur tractus entier qui représentent l'analogie du lobe est très vraisemblable; j'ai trouvé dans les calices de la Blatte des nœuds très semblables à ceux de la partie centrale du lobe optique. Pour une comparaison plus approfondie les faits cités sur la structure du lobe optique ne sont pas suffisants.

Ganglion optique (fig. 1, 3).

Ce ganglion, le troisième en partant de l'œil, le second à partir du cerveau, a la forme d'une balle déprimée en partie; la partie convexe se trouve près de l'œil, la partie concave près du lobe. Par suite de cette disposition le ganglion optique imite un peu la forme de l'œil, qui est de même convexe en avant et concave en arrière; c'est également la forme de l'epiopticum et de la rétine et c'est déjà par là que ces parties font voir qu'elles appartiennent à un ensemble. Il est bon de mentionner que l'axe transversal de l'opticum n'est pas perpendiculaire à l'axe de la tige de l'œil, mais qu'il est incliné de telle sorte que sa partie externe est plus proche du cerveau, la partie interne plus proche du lobe; ce n'est pas seulement chez les Décapodes qu'on voit cette situation oblique (l'inclinaison varie selon les espèces), mais aussi chez les Insectes. Je peux déjà dire ici que le ganglion épioptique n'est pas non plus perpendiculaire à l'axe de l'œil; il est oblique, mais en sens inverse du ganglion optique, de sorte qu'ils s'approchent par un bout et qu'ils s'éloignent par l'autre.

Ici, comme dans le lobe, la partie principale du ganglion optique est le réticulum formant une masse centrale bien limitée, sur la surface de laquelle on voit disposées de grandes et de petites cellules. Le ganglion optique communique au moyen de neurodendrites avec le ganglion épioptique, avec le lobe et le cerveau (fig. 1), et peut-être aussi directement avec la rétine, comme le montrent quelques fibres nerveuses colorées par la méthode de Golgi et traversant tout le ganglion épioptique sans y laisser de dendrites.

La fine structure du ganglion optique est la suivante : le réticulum n'est pas homogène, mais il n'est pas non plus séparé en nœuds comme le lobe; on peut y constater plusieurs couches parallèles dans la partie convexe, mais ces couches sont limitées si indistinctement qu'on ne peut bien préciser leur nombre; il n'y a qu'une couche dans la partie distale (fig. 1) qui ressorte des portions voisines par une coloration plus foncée, et forme une bande continue; dans la partie inférieure on peut voir quelques fibres très grosses formant de même une couche transversale. Tout le réticulum paraît renfermer de nombreux nœuds, mais si indistincts qu'ils se confondent ensemble. Ce sont évidemment les dendrites des fibres nerveuses qui constituent ces couches dans le réticulum environnant.

C'est par tout son aspect que le ganglion optique rappelle le ganglion épioptique : aussi bien par sa forme que par ses couches et par sa situation oblique; je voudrais bien réunir ce ganglion au ganglion épioptique de manière à en faire un tout plus intime, mais je réserve mon opinion définitive pour l'avenir. En comparant les ganglions optiques des Décapodes et des Insectes à ceux des Vertébrés, je ne sais absolument pas où je dois chercher l'analogie du ganglion optique, si c'est dans la rétine ou dans le cerveau.

Ganglion épioptique (pl. XVI, fig. 1, 6, 10, fig. 2 du texte).

Après le lobe optique, le ganglion épioptique est la partie la plus grande et la plus compliquée du tractus optique, mais

aussi la partie la plus régulière. Par sa forme l'épioptique ressemble au ganglion optique; il a la forme d'une balle convexe dans la direction de l'œil, concave dans celle du ganglion optique et entourée par des petites cellules ganglionnaires; ce n'est qu'à la partie extérieure qu'on peut voir quelques grandes cellules. Les cellules ganglionnaires sont divisées en groupes, et un faisceau de fibres nerveuses sort du ganglion épioptique.

Dans le ganglion épioptique, le réticulum constitue la partie principale comme dans le lobe, mais il en diffère par son arrangement régulier. Les fibres nerveuses y courent dans deux directions : d'une part dans la direction de la tige oculaire, d'autre part dans la direction horizontale, et ces deux systèmes des fibres suivent ce trajet en restant à la même distance l'un de l'autre, de sorte qu'ils forment un treillis de fibres (fig. 2 du texte). Dans les mailles du treillis est située la partie foncée du réticulum (les nœuds), disposée en quatre couches horizontales. Ces nœuds ont deux formes; en allant de la partie proximale, la première et la dernière couches (fig. 6) se composent de nœuds courts, la seconde et la troisième de nœuds longs en forme de bâtonnets; la structure de ces nœuds est celle des nœuds du lobe. Leur réticulum est très épais, composé de granules et de fibrilles et passe dans le tissu moins épais environnant; les nœuds courts sont ordinairement plus nettement limités que les longs, et je crois qu'il y a quelque rapport entre ces deux couches (la première et la dernière), car sur quelques préparations ces deux couches se sont colorées très intensivement par l'hématoxyline, les autres étant restées plus claires. Sur la figure 6 nous voyons la forme et la situation des nœuds; cette figure représente la coupe horizontale de la partie moyenne de l'epiopticum (chez *Hippolyte*); sur les coupes sagittales l'arrangement des nœuds est le même. Quant au rapport des nœuds courts avec les neurodendrites, la méthode de Golgi ne m'a pas encore donné de renseignements, mais j'ai trouvé ce rapport pour les nœuds longs. Sur les préparations imprégnées par la méthode de Golgi, les nœuds de l'epiopticum ont, comme tout le réticulum, une couleur brunâtre un peu plus foncée que les parties voisines; là où la fibre nerveuse s'est imprégnée

jusqu'à sa dendrite, celle-ci est située directement à la place de notre nœud (fig. 2, du texte). Alors, dans les nœuds longs, on voit des terminaisons dendritiques des neurodendrites. Je n'ai pas encore trouvé dans un nœud la terminaison de deux fibres, l'une proximale, l'autre distale, mais, en combinant les images formées par plusieurs nœuds imprégnés, j'ose affirmer que les nœuds sont des endroits où les neurodendrites proximales et dorsales communiquent dans le réticulum fondamental. Il en résulte un arrangement très régulier des terminaisons nerveuses dans l'epiopticum. La figure 6 nous montre que les nœuds forment quatre couches horizontales et que chacune d'elles contient des nœuds situés à égale distance. Puis nous voyons que le nombre des nœuds est le même dans toutes ces couches et, comme j'ai pu le constater, il y a autant de nœuds dans une couche que d'ommatidies dans l'œil. Je ne pouvais arriver à cette affirmation par une comparaison directe du nombre de toutes les ommatidies et de tous les nœuds dans une tige oculaire; c'est du moins impossible pour les nœuds, leurs contours étant parfois très indistincts; j'ai compté alors les ommatidies et les nœuds dans les coupes passant à peu près par le milieu de la tige oculaire, là où les ommatidies sont dans le même plan horizontal que les nœuds correspondants, et j'ai trouvé les nombres suivants :

Ommatidies	43, 39, 33.
Nœuds................................	37, 39, 41.

Sur des coupes sagittales les choses se passent de la même manière; sur des coupes verticales enfin on voit les nœuds sectionnés transversalement et distribués à distance égale; du reste, à première vue, leur arrangement laisse soupçonner leur régularité.

La rétine elle-même (premier ganglion de Parker) est aussi divisée en parties (palissades, *neurommatidia*) de même nombre que les ommatidies, ce qu'a décrit déjà Viallanes ; ce fait laisse soupçonner un rapport intime entre toutes les parties du tractus optique : la division de l'œil en ommatidies, la division de la rétine en palissades des auteurs (il ne faut pas oublier qu'il en

est de même, suivant moi, des nœuds spéciaux) se manifeste encore dans l'epiopticum, dans lequel on trouve une division en nœuds.

Je viens de démontrer que le réticulum de l'epiopticum n'est point un enchevêtrement de fibres et de fibrilles sans ordre, mais que c'est un tissu régulièrement arrangé; il me reste à décrire ses fibres nerveuses.

Comme la figure 1 le fait voir, l'epiopticum s'unit à l'aide de fibres nerveuses, *a*, à la rétine, *b*, à l'opticum, *c*, au lobe optique, *d*, au cerveau.

a. Les fibres unissant l'epiopticum à la rétine sortent de l'extrémité distale de l'epiopticum et il y a toujours plusieurs fibres entre deux nœuds; sur la figure 6, près de la lettre *a*, on voit trois fibres partant de l'epiopticum. Une de ces fibres se courbe sous le nœud à angle droit et court ensuite horizontalement; une autre fibre entre plus dans l'intérieur du réticulum. Les fibres de la première sorte forment une couche horizontale, une espèce de commissure. La figure schématique (fig. 2 du texte), que je donne d'après la méthode, de Golgi, montre ces fibres. Les fibres nerveuses vont du côté droit de l'epiopticum au côté gauche de la rétine, et du côté gauche de l'epiopticum au côté droit de la rétine; il en résulte le chiasma des fibres nerveuses entre la rétine et l'epiopticum. Ce chiasma est situé entièrement dans un plan horizontal entre les côtés gauche et droit, ce qui fait qu'on ne peut le voir que sur les coupes horizontales. Les cellules ganglionnaires appartenant aux fibres nerveuses sont petites, unipolaires et renferment très peu de protoplasma. Elles sont accumulées en plusieurs groupes dans la partie interne de la tige oculaire entre l'epiopticum et la rétine; ce n'est par conséquent que d'un côté seulement de ces ganglions, comme l'a déjà très bien décrit **Parker** (95). Ce fait est important : on serait bien plus naturellement porté à penser que les cellules établissant l'union de la rétine et de l'epiopticum sont bipolaires, comme cela existe dans la rétine des Vertébrés; chez ceux-ci nous voyons toutes les cellules ganglionnaires sur le côté, afin que le chiasma puisse être intact; bref, le chiasma entre la rétine et l'epiopticum (comme celui qui existe entre l'epiopticum et

l'opticum) se rapporte bien aux fibres, mais non aux cellules. J'y vois un argument pour la théorie que ce ne sont pas les cellules, mais le réticulum qui est le facteur nerveux fondamental.

b. Outre le chiasma qui fait communiquer la rétine avec l'epiopticum, il en existe un autre entre ce ganglion et l'opticum. Les fibres nerveuses sortant des couches diverses de l'epiopticum de son côté gauche vont au côté droit de l'opticum et celles du côté droit se rendent au côté gauche, mais ce chiasma n'est pas aussi régulier que le premier et j'ai vu sou-



Fig. 2. — Neurodendrites dans l'epiopticum (fig. schématique).

vent une fibre qui descendait obliquement du côté droit de l'epiopticum pénétrer dans l'intérieur de l'opticum. C'est peut-être ce qui fait que ce chiasma, sur les préparations colorées par des méthodes ordinaires, se présente sous une forme irrégulière et comme tordu.

Quant à la signification du chiasma, je ne peux dire rien de précis. **Claus** et **Parker** croient que c'est une cause mécanique (une pression des tissus sur les ganglions en voie de croissance) qui a produit le chiasma des fibres nerveuses; c'est à l'embryologie de résoudre cette question : mais je crois que le chiasma tel qu'il est a sa signification, et joue un rôle physiologique; pour ce point, j'appellerai l'attention sur les faits suivants :

1° La plupart des neurites dans les ganglions optiques colorés par la méthode de Golgi ne sont pas droits, mais ils

sont plus ou moins onduleux dans leur trajet, surtout sur leur passage entre les couches des nœuds dans l'epiopticum.

2° La plupart des fibres nerveuses après leur entrée dans l'epiopticum ont (en constituant une espèce de commissure) une direction horizontale avant de former la dendrite.

3° La fibre nerveuse allant du côté gauche au côté droit, au lieu de traverser directement suit un chemin beaucoup plus long qu'il ne faut; — ces trois circonstances permettent donc de se demander si elles n'ont pas une raison commune, c'est-à-dire que la longueur de la fibre nerveuse a ici une certaine importance.

Ce ne sera que par une analyse plus approfondie qu'on pourra ou refuter ou confirmer cette opinion, et dans ce dernier cas en tirer des conséquences.

c. L'epiopticum est uni ensuite au lobe optique et, comme le fait voir la figure 6, les fibres nerveuses partent de la partie distale de l'epiopticum, se rendent à l'extrémité proximale, se courbent là toutes en allant à la partie externe de la tige oculaire, où elles se courbent de nouveau autour de l'opticum et, ainsi que me l'a montré la méthode de Golgi, elles finissent en partie dans la masse du lobe, en partie dans la partie du milieu.

d. Sur les figures 1 et 6, on voit encore un autre faisceau de fibres nerveuses très fortes, qui sortant *du côté* de l'epiopticum, vont directement dans le cerveau. On voit leur cours dans l'epiopticum sur la figure 2 du texte. La méthode de Golgi ne m'a pas encore coloré leur terminaison dendritique.

En résumé, l'epiopticum est une formation composée de quatre couches de réticulum nettement et régulièrement disposées; dans chacune d'elles finissent et commencent les neurodendrites; parmi les couches courent horizontalement et verticalement les fibres unissant les parties diverses de l'epiopticum aux autres parties du tractus optique.

Il faut ici expliquer pourquoi parmi les auteurs qui, ayant étudié l'epiopticum avant moi, n'ont pas aperçu les détails que je viens de décrire, ce sont seulement **Viallanes** et **Parker** qui méritent d'être mentionnés. Quant à **Viallanes**, ses observations ne dépassèrent pas les bords du réticulum; il avait réservé l'étude

détaillée de cette substance problématique pour un mémoire spécial que la mort ne lui permit point de publier; **Parker**, qui a soigneusement étudié les ganglions optiques chez *Astacus*, avec les méthodes de Golgi et d'Ehrlich, n'avait pas, je crois, un objet aussi favorable que le sont *Hippolyte* et *Virbius*, car chez *Astacus* l'epiopticum (le deuxième ganglion de **Parker**) est relativement petit, et c'est peut-être pour cette raison que tous les éléments se confondent ensemble et que la régularité merveilleuse qu'on voit chez *Palæmon*, *Virbius*, *Hippolyte* disparaît.

L'analyse que j'ai faite de l'epiopticum, quoiqu'elle ne concerne que les traits principaux, montre, je l'espère, avec assez de clarté que l'epiopticum et l'opticum n'ont pas leur analogie morphologique dans le tractus optique des autres animaux (Vertébrés, Céphalopodes); j'essaierai plus tôt d'établir l'analogie de ces parties (au point de vue de leur signification physiologique) avec ce qu'on appelle le ganglion optique des Vertébrés, c'est-à-dire la partie la plus interne de la rétine.

Rétine (pl. XVI, fig. 1, 2; fig. 3 du texte).

Généralement on prend pour la rétine de l'œil composé seulement le système des rhabdomes situés dans l'œil même avec leurs cellules mères; je n'aurais pas beaucoup à objecter à cette manière de voir, si elle n'obligeait à renoncer à toute analogie entre l'œil des Vertébrés et l'œil composé; elle n'est pas nécessaire, comme nous le verrons. Les cellules mères des rhabdomes envoient des neurites qui forment leurs dendrites dans le premier ganglion optique (de **Parker**). Il faut donc attribuer encore cette partie à la rétine; mais ces dendrites forment avec les autres éléments du premier ganglion optique (de **Parker**) un tout bien limité, et c'est pourquoi j'appelle rétine les rhabdomes et le premier ganglion.

Je ne décrirai pas les rétinules, dont l'étude a déjà été faite souvent; je m'occuperai seulement de la partie de la rétine située du côté de la membrane basale de l'œil.

Les auteurs décrivent la rétine, dont j'ai donné les synonymes plus haut, de la manière suivante : elle se compose de six cou-

ches. Au milieu les « palissades » (Grenacher), *neurommatidia* (Viallanes), dans lesquelles entrent aussi bien du côté proximal que du côté distal des faisceaux de fibres accompagnés par des noyaux en forme de chaînette (Viallanes) (fig. 2 *j r*); ces noyaux sont ganglionnaires d'après Viallanes, conjonctifs (analogues à la névroglie des Vertébrés) d'après Parker. Entre les chaînettes et les palissades se trouve la couche des fibres transversales (Berger) et une couche nouvelle de noyaux identiques aux noyaux à chaînettes. Chaque palissade (de la Langouste) contient un corps central situé dans des alvéoles (Viallanes).

La figure 2 se rapporte aux éléments de la rétine de *Virbius*. Nous voyons au milieu les « palissades » limitées sur leurs côtés par les noyaux et les commissures transversales des fibres nerveuses; au-dessus de la commissure distale (fig. 2 *h v*) on voit des noyaux plus grands disposés en des chaînettes caractéristiques. A travers la couche des palissades courent deux bandes de fibrilles fines, garnies de varicosités. Dans le détail, les éléments se comportent de la manière suivante :

Les noyaux à chaînettes accompagnent les faisceaux des fibres nerveuses sortant de l'œil et entrant dans les nœuds: j'y ai vainement cherché quelques prolongements nerveux et je crois alors que Parker a raison en les comparant à la névroglie. La méthode de Golgi n'a point coloré ces éléments. Il ne faut pas toutefois oublier que Viallanes a trouvé des noyaux à chaînettes semblables entre la rétine et l'epiopticum dans les larves de la Mouche; là, ces chaînettes disparaissent plus tard. Il serait intéressant de s'assurer du rapport embryonnaire de ces noyaux avec le réticulum pour savoir si une partie du réticulum ne prend pas naissance dans ces noyaux, comme l'a trouvé Vejdovský pour le réticulum du système nerveux chez la *Rhynchelmis*.

Si je conteste la fonction nerveuse de ces noyaux à chaînettes, je ne puis en faire autant pour les noyaux qui sont situés à côté des nœuds, comme le fait Parker. Car on voit sur notre figure l'indépendance de cette couche des noyaux, qui se comportent aussi autrement; ils sont un peu plus petits que les noyaux des chaînettes et ont une couleur plus foncée (très marquée avec la méthode de Ehrlich-Biondi-Heidenhain). Certains de ces

noyaux semblent être bipolaires, car ils sont fusiformes, mais la plupart sont ronds et unipolaires. Les prolongements sont longs, garnis de varicosités (de même après une coloration ordinaire) et se colorent autrement que les neurodendrites ordinaires; tandis que les neurodendrites et le réticulum se colorent par le brun de Bismarck d'une couleur jaunâtre; la commissure prend une teinte brunâtre par la combinaison de l'éosine et de l'hématoxyline : les éléments nerveux se colorent par l'éosine, les fibres horizontales par l'hématoxyline. Dans tous ces réactifs les fibres transverses proximales et les distales se comportent de la même manière.

Dans la littérature on a déjà plusieurs fois décrit cette couche des fibres transversales (**Berger**), mais on n'a pas cherché les cellules qui forment ces prolongements. Notre figure 3 du texte laisse voir que ce sont les noyaux près des nœuds qui forment ces deux couches horizontales [1].

Les nœuds (les palissades, les neurommatidies) sont les lieux où communiquent les dendrites des fibres proximales avec celles des fibres distales. Déjà, d'après les méthodes ordinaires, je prenais la couche des fibrilles fines (fig. 1 *d*, 2 *d*) pour la terminaison dendritique des faisceaux nerveux entrant dans les nœuds; et c'est la méthode de Golgi qui m'en a assuré (fig. 3 du texte). Comme nous l'y voyons, ces couches forment un réticulum de fibrilles très fines garnies de varicosités, les fibrilles traversant quelquefois plusieurs nœuds; à un grossissement plus faible, ces deux couches apparaissent comme deux bandes traversant les nœuds; les nœuds ne diffèrent alors de ceux des autres ganglions optiques que par ce qu'ils ont des contours plus précis, mais j'y ai vainement cherché le corpuscule central qu'y a décrit **Viallanes** chez la Langouste; peut-être ne l'ai-je pas trouvé parce que j'ai disposé principalement d'espèces très petites; chez *Homarus*, où j'ai de même vainement cherché ces corpuscules, les nœuds de la rétine ne sont pas beaucoup plus

1. Ne connaissant que par une analyse l'étude de M. **Kenyon** (*Zoolog. Centralbl.*, 1898, n° 3), je ne sais pas si c'est la « dritte Fibrillenschicht, die bei anderen Insecten noch keine zutreffende Beschreibung gefunden hat und welche der Basalmembran der Retina dicht angelagert ist » qui représente ma « couche des fibres horizontales »; il est plus vraisemblable que c'est ma rétine entière.

grands que ceux de *Virbius*, ce qui est évidemment la conséquence de la petitesse des ommatidies elles-mêmes chez cette espèce.

Parker (95) a étudié la rétine de l'*Astacus* avec les méthodes de Golgi et d'Ehrlich; il croit que les nœuds sont des terminaisons toutes spéciales (on les pourrait peut-être comparer au glomérules olfactifs quant à leur structure); il n'en donne pas une figure et je n'ai pas encore pu constater sur mes préparations d'autres terminaisons que celles que représente la figure 3

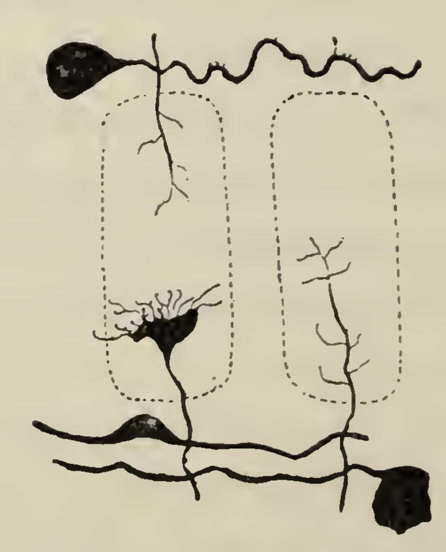


Fig. 3. — La rétine de *Virbius*. Figure schématique.

du texte; je chercherai toutefois si je serai plus heureux chez les espèces plus grandes et avec la méthode d'Ehrlich.

Les faits cités précédemment ne suffisent pas pour une comparaison détaillée de la rétine de l'œil composé avec la rétine des Vertébrés. Je crois cependant que la figure représentant les éléments de la rétine suivant la méthode de Golgi (fig. 3 du texte), montre toutefois beaucoup d'analogie entre ces deux types d'yeux. Mais il faut toujours se rappeler que les nœuds de la rétine — répondant par leur nombre aux ommatidies — représentent en quelque sorte la continuation indépendante et isolée des ommatidies : de plus nous retrouvons encore la division de l'œil en ommatidies dans la rétine et dans l'epiopticum dans leur distribution en nœuds.

Ayant achevé l'analyse des ganglions dans la tige oculaire des Décapodes, je la résume maintenant brièvement. Il y a quatre ganglions optiques dans la tige oculaire des Décapodes : le lobe

optique, l'opticum avec l'epiopticum et la rétine. Le lobe optique se compose de plusieurs centres plus ou moins indépendants; quant à sa forme générale, on divise le lobe en trois parties, savoir, l'externe, l'interne et la moyenne. La partie interne communique avec le lobe olfactif, les deux autres avec les autres parties du cerveau. Le lobe est composé principalement d'un réticulum, dans lequel entrent les neurites des cellules principalement de grande taille. Le ganglion optique se compose de plusieurs couches mal limitées de réticulum et communique proximalement avec le lobe optique et le cerveau. Le ganglion épioptique est divisé en couches horizontales et verticales très régulièrement disposées. Il communique distalement avec l'opticum (chiasma optico-epiopticum), avec le lobe et le cerveau. La rétine est composée d'une couche de réticulum nerveux différencié en nœuds distincts et de commissures distale et proximale des fibres nerveuses formées par des cellules unipilaires et peut-être aussi bipolaires. A l'extrémité distale du tractus optique sont situés les noyaux à chaînettes.

J'ai déjà mentionné que les nœuds décrits ne sont pas bornés seulement aux ganglions optiques, mais qu'ils sont très abondants, de forme caractéristique, dans d'autres parties du tissu nerveux central. Leur disposition et leur étendue dans le tractus optique montre qu'ils sont, quelle que soit l'explication théorique que nous en donnions, d'une signification importante pour la compréhension de toute la structure du réticulum. Je vais décrire maintenant leurs formes et leur étendue dans le cerveau et dans les ganglions thoraciques.

Dans le lobe olfactif, les auteurs anciens ont déjà trouvé chez les Arthropodes en général des éléments qu'ils prenaient pour des cellules, comme je l'ai indiqué dans l'introduction historique. **Leydig** (64) comparait ces parties à la forme de l'ovule segmenté et les considérait comme les cellules ganglionnaires d'où provient le nerf antennaire. La forme de ces éléments a été, chez l'*Astacus*, reconnue par **Krieger** (80), qui est arrivé aux résultats suivants : Le lobe olfactif de l'Écrevisse se compose de deux parties ovales : la partie antérieure contient des « pyramides » intercalées dans le réticulum, avec leur base dirigée

vers la surface et leur sommet vers le centre du lobe; la partie postérieure du lobe est composée de balles de réticulum irrégulièrement disséminées dans tout le lobe et d'une forme plus ou moins ovale.

On peut prendre cette description de **Krieger** pour un schéma général d'après lequel est constitué le lobe olfactif chez toutes les espèces de Décapodes, avec quelques variations; on trouve partout les « pyramides » (il ne faut pas oublier que ce sont nos nœuds) plus ou moins régulièrement disposées. La structure histologique de ces pyramides, de ces nœuds olfactifs, est la même que celle des nœuds que j'ai déjà ci-dessus décrite (fig. 4, 7, 9, 11); elles se composent d'un réticulum épais et d'une substance fondamentale finement granuleuse. Entre les nœuds passent des fibres nerveuses plus grosses, tandis que dans les nœuds mêmes pénètrent de l'intérieur du lobe les fascicules de fines fibres (fig. 7), que l'on peut voir s'étendant souvent assez loin dans les nœuds. De la partie supérieure des nœuds, élargie, sortent les faisceaux des fibres qui pénètrent entre les nœuds (fig. 3) et disparaissent dans d'autres nœuds. Le lobe olfactif formé de la même manière, comme on le voit chez *Virbius* et *Hippolyte*, est un organe des plus simples[1] : la partie antérieure comme la postérieure sont composées de nœuds en forme de pyramides régulièrement disposées autour du centre du lobe. Le lobe olfactif décrit par **Krieger** (80) est déjà plus compliqué : sa partie postérieure est composée de nœuds en forme de balles arrondies et irrégulièrement disposées[2]. Le lobe olfactif du *Carcinus* d'après **Bethe** (97) est très semblable à celui du *Virbius*: seulement on voit encore au-dessus des nœuds en forme de pyramides de petits nœuds ovales; ici, nous trouvons donc deux couches concentriques de nœuds; cet arrangement nous conduit au lobe le plus compliqué que je connaisse, le lobe du *Homarus*. Il est composé également de deux parties, dont j'ai dessiné l'antérieure, coupée au milieu, et la postérieure vue en surface (la coupe est un peu oblique). On voit à la partie antérieure du

1. Voir aussi dans **Vejdovský**, *Zoologie všeobecná i soustavná* (97) une figure de ce lobe.
2. Une figure schématique se trouve dans **Yung** (79).

lobe (fig. 11) : 1° les nœuds ovales assez intensivement colorés et disséminés régulièrement sur toute la surface du lobe. Sur la figure ils forment le cercle le plus externe des nœuds. Ces éléments ne diffèrent point des nœuds ci-dessus plusieurs fois décrits; ils constituent alors le manteau le plus externe du lobe. 2° Les nœuds en forme de petites pyramides, dont chacune est située sous un nœud externe de telle sorte que toutes forment ensemble une couche globulaire, placée sous la couche externe et excentriquement à elle. Ces éléments sont évidemment analogues aux nœuds en pyramides que **Krieger** a décrits chez l'Écrevisse. Sur la figure 11, ces nœuds sont visibles seulement à la partie située près de la lettre *a*. 3° Les nœuds avec une aréole centrale claire dans laquelle est placé çà et là un corpuscule intensivement coloré. Les nœuds de cette forme remplissent l'intérieur du lobe et sont disposés en grandes spirales, parallèlement à la surface. On trouve des éléments semblables dessinés dans une figure du lobe olfactif de *Nephrops* publiée par **Bellonci** (86), mais cet auteur n'en fait aucune mention dans le texte[1]. 4° Le groupe des petits nœuds ovales se colorant très intensivement au milieu du lobe là où les fibres nerveuses disparaissent dans le réticulum du lobe.

La partie postérieure du lobe olfactif est composée chez le *Homarus* de grands nœuds normaux et uniformes.

Je n'ai pas obtenu de résultats avec la méthode de Golgi sur ces éléments; toutefois on voit aussi d'après les méthodes ordinaires que la différenciation du réticulum dans le lobe olfactif a pris un haut degré.

Voici les différenciations du réticulum dans les ganglions thoraciques de *Virbius* (fig. 5).

Chaque ganglion thoracique se compose de neurodendrites et de réticulum en forme d'une balle enveloppée de cellules ganglionnaires. Des connectifs longitudinaux sort un faisceau de fibres nerveuses qui pénètre dans le réticulum de ces ganglions là où ces fibres disparaissent entre les petits nœuds ovales

1. Je ne peux douter que **Bellonci** en donne une description dans son mémoire « Sui lobi olfattorii del *Nephrops norvegicus*, 1880 »; malheureusement je n'ai pu consulter ce mémoire.

disséminés dans tout le ganglion. Les nœuds ne diffèrent point de ceux du milieu du lobe. Sans doute ce ganglion est le lieu où l'on doit chercher les dendrites des neurodendrites, comme l'a démontré **Retzius**; mais cet auteur ne fait pas mention de nos nœuds; on pourrait croire que ces derniers ne sont ici que des dendrites normales colorées plus intensivement à cause de leurs ramifications abondantes; mais, d'après les figures de **Retzius**, de **Bethe** et d'autres histologistes, ces ramifications ne sont pas concentrées en un aussi petit espace que nos nœuds et se ramifient plutôt dans une grande partie du ganglion; il serait alors possible que ces nœuds représentent des dendrites toutes spéciales (une espèce de glomérule), mais je ne crois pas que **Retzius** ou **Bethe** ne les aient pas remarqués s'ils s'étaient colorés. Il est donc possible que ces éléments ne se colorent pas du tout par les méthodes de Golgi et d'Ehrlich.

Ayant terminé la description des différenciations dans le réticulum nerveux des ganglions optiques et cérébraux, il ne me reste plus qu'à donner un essai sur la signification des faits que j'ai décrits.

I. *Sur la signification morphologique du réticulum nerveux.* — J'ai montré combien la question de la structure du réticulum est difficile à résoudre et combien d'opinions différentes ont été émises sur sa constitution; j'ai indiqué aussi les arguments qui me font considérer comme exacte la théorie défendue par M. **Vejdovský**; je tâcherai maintenant de mettre mes observations en harmonie avec cette théorie. Partons du commencement hypothétique du ganglion chez l'embryon : il est constitué par des cellules avec des noyaux et du cytoplasma distinct (fig. 4 *a* du texte). A un état plus avancé, les cellules du milieu (fig. 4 *b*) perdent leurs contours distincts et leur cytoplasma se confond en un syncytium. Les noyaux de ces cellules s'agrandissent. Dans le réticulum en état de développement avancé, le réticulum des noyaux s'est très développé et remplit les interstices situés entre les prolongements nerveux des cellules ganglionnaires périphériques (fig. 4 *c*). Ce sont les traits principaux

de la théorie de M. **Vejdovský** (88-92). Essayons maintenant de mettre le réticulum tel que nous l'avons décrit d'accord avec cette théorie. Les noyaux à chaînettes sont l'origine embryonnaire du réticulum; leurs noyaux s'agrandissent, mais parfois ils ne perdent pas entièrement leurs contours et il en résulte nos nœuds de formes différentes; ce ne sont alors que des noyaux dont le réseau ne s'est pas encore uni aux dendrites des cellules ganglionnaires. Le réticulum nerveux sans nœuds (cerveau, partie externe du lobe optique) représente l'état le plus différencié du réticulum et de ses noyaux, qui, dans ce cas, ont disparu avec leur réseau nucléaire entre les dendrites. Le réticulum nerveux

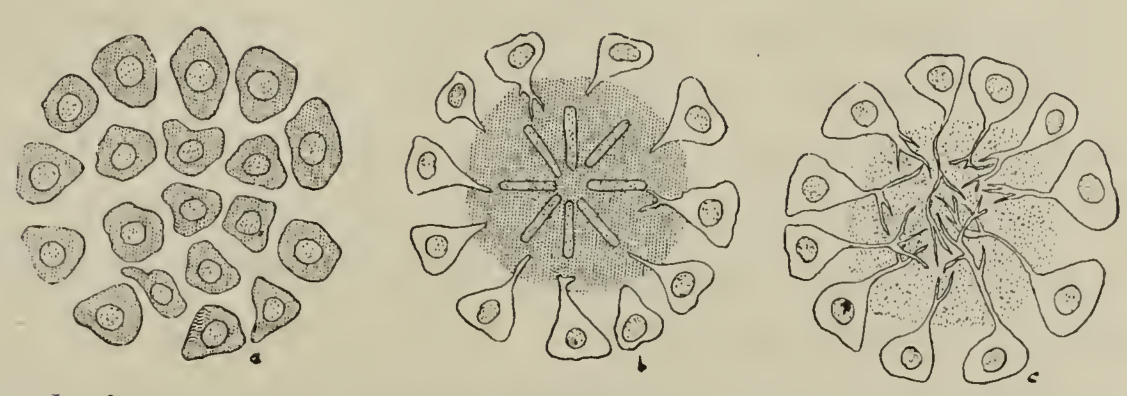


Fig. 4. — Le développement du réticulum nerveux d'après la théorie de **Vejdovský**. *a*, ganglion ne se composant que des cellules; *b*, les cellules ganglionnaires centrales se confondent par leur cytoplasma, leurs noyaux s'agrandissent; *c*, aux dépens des noyaux des cellules centrales s'est constitué le réticulum, dans lequel on voit les neurites et les dendrites des cellules ganglionnaires environnantes.

est par conséquent un tissu composé de deux choses : 1° de neuro-dendrites ; 2° du réseau nucléaire des cellules médianes, dont le cytoplasma forme la substance fondamentale du réticulum nerveux.

II. *Sur la signification physiologique du réticulum nerveux.* — Contrairement à ceux qui voient dans la cellule le facteur nerveux fondamental, je le vois dans le réticulum, étant ainsi d'accord avec **Bethe**, **Nansen** et d'autres. Ce sont les arguments suivants qui m'inspirent cette manière de voir :

1° La masse du réticulum nerveux est beaucoup plus grande que la masse des cellules ganglionnaires.

2° La différenciation du réticulum et son arrangement régulier, tel que je l'ai décrit dans l'epiopticum et dans la rétine,

laisse voir que cet arrangement est important dans la fonction du réticulum. Le réticulum n'est pas un enchevêtrement sans ordre comme on pourrait le croire d'après les descriptions des auteurs, c'est un tissu régulièrement arrangé; on ne peut en dire autant des cellules ganglionnaires.

3° Ce n'est pas chez les Invertébrés seulement qu'on trouve cette différenciation. Les « versprengte Zellen » de **Cajal** (94) montrent que la cellule peut bien prendre une place quelconque dans le ganglion ; la situation de la dendrite seule a de l'importance.

4° Dans les cellules ganglionnaires on n'a pu trouver ces différenciations merveilleuses qui sont la conséquence de la fonction physiologique spéciale; je ne connais rien d'analogue aux glomérules dans les cellules ganglionnaires. Ces glomérules n'ont pas été décrits seulement dans le lobe olfactif de l'Homme, mais aussi (avec quelques modifications) dans les parties du cervelet par **Retzius**, **Semi Mayer** (96) et chez les Invertébrés, par **Retzius** chez *Nereis* (91).

5° J'ai décrit plus haut les chiasmas dans le tractus optique des Décapodes; ce sont des chiasmas de fibres nerveuses, les cellules ganglionnaires étant restées sur le même côté du chiasma. Alors, c'est le chiasma des fibres nerveuses, et non celui des cellules.

6° L'unipolarité de cellules ganglionnaires des Invertébrés montre que la cellule peut être éliminée du trajet suivi par l'irritation. **Parker** (95) a pu constater que le prolongement unissant la cellule ganglionnaire à la fibre nerveuse est plus faible que celle-ci. **Parker** croit que la fonction de la cellule ganglionnaire est peut-être une fonction nutritive.

7° **Bethe** (97) a prouvé cette dernière opinion par une expérience. Il a enlevé toutes les cellules ganglionnaires de la surface du lobe olfactif, sans en anéantir la fonction physiologique (le tonus dans l'antenne).

Chez les Vertébrés les choses se comportent certainement d'une façon un peu différente, mais au fond il en est de même: il n'est pas vraisemblable en effet qu'une telle différence existe entre ces deux types d'animaux.

III. *Comparaison des ganglions de l'œil composé avec ceux de l'œil des Vertébrés et des Céphalopodes.* — Il ne faut pas oublier qu'il s'agit seulement des analogies physiologiques, et ne pas chercher ici des données sur l'homologie. **Lenhossék** (96) a réussi à comparer le ganglion optique des Céphalopodes à celui des Vertébrés jusque dans les détails. Une semblable analogie peut-elle être établie de même pour l'œil composé?

La rétine des Vertébrés est composée des éléments fondamentaux suivants (**Cajal** 94) :

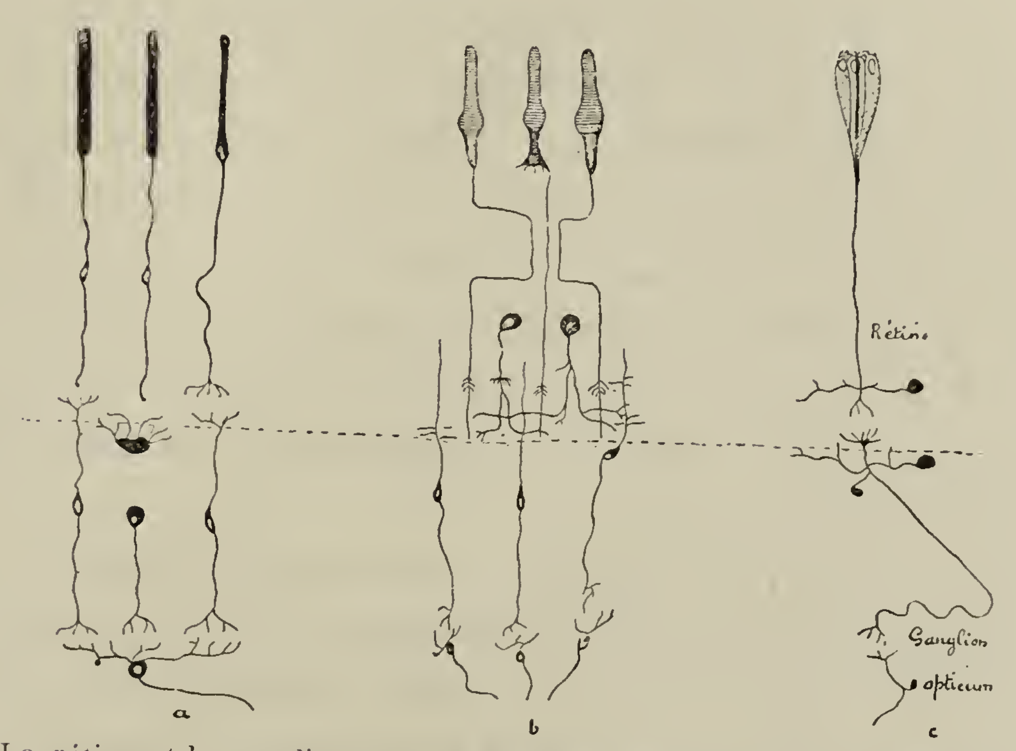


Fig. 5. — La rétine et le ganglion optique (schématique). *a*, de l'œil des Vertébrés; *b*, des Céphalopodes ; *c*, des Décapodes. — La ligne ponctuée marque les limites entre la rétine et le ganglion opticum (mihi).

1) La couche des bâtonnets;

2) Les cellules horizontales (**Cajal**);

3) Les cellules bipolaires (ganglion de la rétine);

4) Les cellules amacrines (les spongioblastes de Müller);

5) Les fibres de Müller;

6) Les cellules ganglionnaires.

La rétine des Céphalopodes (suivant **Lenhossék** 96) est composée des éléments suivants :

1) La couche des bâtonnets;

2) Les cellules unipolaires (**Lenhossék** les compare aux cellules bipolaires des Vertébrés);

3) Les cellules bipolaires (**Lenhossék** les compare au ganglion optique des Vertébrés);

4) La masse médullaire (Markschicht = lobe optique des Oiseaux);

5) Les fibres de Müller.

Dans l'œil composé nous avons trouvé :

1) Les rhabdomes;

2) Les fibres horizontales supérieures et inférieures (qui forment un tout unique avec les palissades : premier ganglion de Parker)

3) Le réticulum de l'epiopticum (et de l'opticum?)

Essayons maintenant de comparer les éléments divers de ces trois espèces d'yeux. Les rhabdomes de l'œil composé répondent évidemment aux bâtonnets. Les nœuds à palissades ne peuvent être que la couche plexiforme externe des Vertébrés. Où faut-il chercher la couche plexiforme interne? S'il en existe une, ce ne peut être que l'epiopticum (avec l'opticum?). Les fibres horizontales de l'œil composé sont situées près de la couche plexiforme externe comme les cellules horizontales de Cajal. Qu'est-ce que nous voyons alors?

La couche plexiforme externe (la rétine) est séparée de la couche plexiforme interne (l'epiopticum) par une lacune, par un chiasma; les deux couches sont ici très distinctement isolées l'une de l'autre : on peut établir une analogie entre l'œil composé et l'œil des Vertébrés, dans ce cas, si nous divisons la rétine des Vertébrés de telle sorte que toutes les parties jusqu'aux dendrites distales des cellules bipolaires (du ganglion de la rétine) forment un tout en soi, la rétine, les dendrites proximales des cellules bipolaires et les prolongements des cellules ganglionnaires (couche plexiforme interne) formant un autre tout, le ganglion optique, qui est l'analogue de l'epiopticum, comme je l'ai indiqué par le schéma (fig. 5 du texte). On peut préciser encore la chose d'une autre façon : on peut établir l'analogie entre l'œil composé et l'œil des Vertébrés si l'on prend pour l'élément le plus importaut de ces deux types d'yeux le réticulum (la couche plexiforme). L'analogie entre l'œil composé et l'œil des Céphalopodes est plus difficile à établir; mais si Lenhossék voulait prendre son « äussere Körnerschicht » pour l'analogue des cellules bipolaires de Cajal et par suite son

« innere Körnerschicht » pour les cellules bipolaires (elles en ont à peu près la forme), et le « Marklager des Sehlappens » pour le ganglion optique, on aurait une analogie parfaite entre ces trois types d'yeux.

Les cellules horizontales qu'on trouve chez les types d'animaux si divers auraient, d'après cette manière de voir, une importance qu'on n'a pas cherchée jusqu'à présent.

IV. *Sur la signification de l'étude des ganglions optiques pour la théorie de la vision au moyen de l'œil composé.* — Les analogies mentionnées plus haut pourraient être poussées encore plus loin que je ne l'ai fait, si l'on avait des connaissances plus détaillées; mais, malgré cela, de la structure grossière et fine des ganglions optiques il apparaît, entre les ganglions de l'œil du type des Vertébrés et celui des Insectes, la même différence qui existe dans l'appareil physique lui-même. Je rappelle l'harmonie caractéristique qui existe entre le nombre des nœuds des ganglions et celui des ommatidies, puis l'entrecroisement admirable et énigmatique entre la rétine de l'epiopticum et entre celui-ci et l'opticum, et enfin la différenciation en plusieurs ganglions indépendants, choses qui sont caractéristiques seulement pour l'œil composé. J'ignore de même avec quoi on devrait établir une analogie pour les communications particulières entre les ganglions optiques : l'epiopticum communique avec l'opticum, avec le lobe et le cerveau; l'opticum avec le lobe et le cerveau, le lobe avec les parties diverses du cerveau, notamment avec le lobe olfactif; les deux yeux sont unis par une commissure spéciale. Ces grandes différences dans la structure des ganglions optiques de l'œil composé et de l'œil des Vertébrés témoignent que, malgré toutes les analogies citées plus haut, l'acte de la vision se passe d'une autre façon que chez les Vertébrés. Exner (91) a trouvé, comme on sait, qu'il n'existait en somme d'autre différence entre l'œil des Vertébrés et l'œil des Arthropodes que celle que ce dernier donne une image droite sur la rétine, et le premier une image renversée. Je ne veux point douter de l'importance des expériences d'Exner, et les détails cités dans cette étude prouvent qu'il y a une analogie

entre les deux types d'yeux, comme on le supposerait suivant la théorie d'**Exner**, mais les différences importantes entre l'innervation de ces deux types d'yeux demandent des différences correspondantes dans l'acte de la vision même, et c'est pourquoi on peut exiger une analyse plus détaillée de la théorie d'**Exner**, au point de vue anatomique et expérimental, afin que la structure de l'œil composé comme celle de ses ganglions puisse être expliquée au moyen d'une théorie.

Bibliographie.

A. — Morphologie du tractus optique chez les Arthropodes.

1822. De Blainville. — Principes d'anatomie comparée, t. III.

1825. M. Edwards. — Le cerveau de la Langouste. *Ann. des sc. nat.*, 1re sér., t. XIV.

1828. Audouin et M. Edwards. — Recherches anatomiques sur le système nerveux des Crustacés. *Ann. des sc. nat.*, 1re sér., t. XIV.

1834. M. Edwards. — Histoire naturelle des Crustacés.

1850. Siebold et Stannius. — Nouveau manuel d'anatomie comparée (traduit de l'allem.).

1857. Leydig. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.

1861. Owsjannikow. — Recherches sur la structure intime du système nerveux des Crustacés et principalement du Homard. *Ann. d. sc. nat.*, 4e sér., t. XV.

1863. Walter. — Microscopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere.

1864. Leydig. — Vom Bau des thierischen Körpers.

1864. A. Weismann. — Die nachembryonale Entwickelung der Musciden. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIV.

1867. G.-O. Sars. — Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania, 1867.

1868. Lemoine. — Recherches pour servir à l'histoire des systèmes glandulaire et musculaire de l'Écrevisse. *Ann. d. sc. nat.*, 5e sér., t. IX.

1876. M. I. Dietl. — Die Organisation des Arthropodengehirns. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII.

1878. M. I. Dietl. — Unters. über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere. II. Abth. — *Sitzber. Wien. Acad.*, I. Abthg. LXXVII.

1878. M. I. Dietl. — Die Gewebeelemente des Centralnervensystems bei wirbellosen Thieren. *Ber. d. naturw.-med. Ver. zu Innsbruck*, 1878.

1878. Em. Berger. — Unters. über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. *Arb. aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien.* 1878.

1878. B.-F. Lowne. — On the compound Vision and the Morphology of the Eye of the Insects. *Trans. Linn. Soc.*, II, pl. II.

1878. B.-E. Lowne. — On the Simple and Compound Eyes of Insects. *Phil. Trans.*, 1878.

1878. K.-R. Krieger. — Ueber das Centralnervensystem des Flusskrebses. *Zool. Anzeiger*, 1878.

1878. G. Bellonci. — Morphologia del systema nervoso centrale della *Squilla mantis*. *Ann. del Mus. civ. di Genova*, vol. XII.

1879. Grenacher. — Unters. über das Sehorgan der Arthropoden, 1879.

1879. C. Claus. — Der Organismus der Phronimiden. *Arb. aus d. zool. Inst Wien*, B. II, 1879.

1880. K.-R. Krieger. — Ueber das Centralnervensystem des Fusskrebses. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXIII.

1880. G. Bellonci. — Sui lobi olfattorii del *Nephrops norvegicus*. *Mem. delle Sc. di Bologna*, 1880.

1880-81. G. Bellonci. — Sistema nervoso e organi dei sensi dello *Sphaeroma serratum*. *Atti della. R. Accad. dei Lincei*, 1880-81.

1882. G. Bellonci. — Nuove ricerche sulla struttura del ganglio ottico della *Squilla mantis*. *Mem. della Accad. delle Sc. di Bologna*, 1882.

1882. G. Bellonci. — Intorno alla struttura e alle connesssioni dei lobi olfattorii negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. *Atti dei Lincei*, 1882.

1882. H. Viallanes. — Recherches sur l'histologie des Insectes. *Ann. d. sc. nat.*, t. XIV.

1884. A.-S. Packard. — On the structure of the brain of the sessile eyed Crustacea. *Mem. of the national Academy of Sc.* Vol. 3, p. 1.

1884. H. Viallanes. — Ganglion optique de la Langouste. *Ann. des sc. nat.*, 6e sér., t. XVII.

1885. H. Viallanes. — Le ganglion optique de la Libellule (*Æschna maculatissima*). *Ibid.*, 6e sér., t. XVIII.

1885. S. Hickson. — The eye and optic Tract of Insects. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, 1885.

1885. Carrière. — Die Sehorgane der Thiere, 1885.

1885. H. Viallanes. — Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. *Ann. d. sc. nat.*, 6e sér., t. XIV.

1886. G. Bellonci. — Intorno al ganglio ottico degli Arthropodi superiori, *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist.*, 1886.

1887. H. Viallanes. — Le cerveau de la Guêpe (*Vespa crabro* et *vulgaris*), *Ann. d. sc. nat.*, 7e sér., t. II.

1887. H. Viallanes. — Le cerveau du Criquet (*Œdipoda cærulescens* et *Caloptenus italicus*). *Ibid.*, 7e sér., t. IV.

1887. R. Köhler. — Recherches sur la structure du cerveau du *Gammarus pulex*. *Internat. Monatssch. f. Anat. u. Phys.*, 1887.

1887. R. Köhler. — Recherches sur la structure du cerveau de la *Mysis flexuosa*. *Ann. d. sc. nat.*, 7e sér., t. II.

1891. H. Viallanes. — La lame ganglionnaire de la Langouste. *Ann. d. sc. nat.*, t. XIII.

1891. G. Retzius. — Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. *Biol. Unters.*, N. F. I.

1892. H. Viallanes. — Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropodes. *Ann. d. sc. nat.*, t. XIV, 1892.

1894. E. Carlton. — The Brain and Optic ganglion of *Leptodora hyalina*. *Anat. Anzeiger*, Bd. XIII.

1895. G.-H. Parker, The retina and optic Ganglia in Decapods especially in *Astacus*. *Mitth. aus d. Zool. St. Neapel*, Bd. XII.

1895. B. Němec. – Studie o Isopodech. *Věstník král. česk. spol. nauk.*, 1895.

1896. C. Chun. — Atlantis.

1897. C. Zimmer. — Die Facettenaugen der Ephemeriden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LXIII.

1897. A. Bethe. — Das Centralnervensystem v. *Carcinus maenas*. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.*, Bd. L, LI.

1897. F.-C. Kenyon. — The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological methods. *Amer. Natural.*, Vol. 31, n. 365.

B. — La structure du réticulum nerveux.

(Je ne cite pas tous les traités sur ce sujet [1].)

1857. Leydig. — Voy. plus haut.
1863. Waldeyer. — Unters. über den Ursprung und den Verlauf des Achsencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren. *Henle u. Pfeufer's Zeitschr. f. ration. Medicin.*, 3. Reihe, XX.
1863. R. Buchholtz. — Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswassermollusken. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, 1863.
1864. Leydig. — V. plus haut.
1872. A. Solbrig. — Ueber die feinere Structur der Nervenelemente der Gasteropoden. Leipzig, 1872.
1875. E. Hermann. — Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*, 1875.
1879. E. Berger. — Voy. plus haut.
1879. M. I. Dietl. — *Id.*
1879. C. Claus. — *Id.*
1879. E. Yung. — Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés décapodes. *Arch. d. Zool. exp.*, 1879.
1879. H. Schultze. — Die fibrilläre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XVI, 1879.
1880. K.-K. Krieger. — V. plus haut.
1881. G. Bellonci. — *Id.*
1884. W. Vejdovský. — System und Morphologie der Oligochaeten. Prag, 1884.
1884. W. Schimkewitsch. — Étude sur l'anatomie de l'Epeire. *Ann. d. sc. nat.*, 1884.
1884-1885. — S. Packard. — On the structure of the Brain of the sessil eyed Crustacea. *Memoirs of the nat. Acad. of Sc.*, Vol. 3.
1885. Leydig. — Zelle und Gewebe, 1885.
1885. B. Haller. — Untersuch. über marine Rhipidoglossen. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. *Morph. Jahrbuch*, Bd. XI, 1885.
1885. G. Pruvot. — Recherches anatomiques et morphologiques sur le syst. nerveux des Annélides polychètes. 1885.
1885. F. Nansen. — Bidrag till Myzostomernes Anatomi og Histologi. *Bergens Museum*, 1885.
1885. F. Nansen. — Forelöbig Meddelelse om Undersögelser over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos *Myxine glutinosa. Bergens Mus. Aarsb. for 1885.*
1886. B. Haller. — Ueber die sog. Leydig'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem. *Morph. Jahrb.*, Bd. XII, 1886.
1887. F. Vejdovský. — Vývoj a morfologický význam t. zv. « fibrilläre Punktsubstanz. » *Vestn. král. ces spol. nauk*, 1887.
1887. H. Eissig. — Die Capitelliden. *Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel.* 16te Monographie, Berlin. 1887.
1887. B. Rawitz. — Das centrale Nervensystem der Acephalen. *Jenaische Zeitschr.*, 1887.
1887. F. Nansen. — The structure and combination of the histological Elements of the central nervous system. *Bergens Museum Aasber. f. 1886.*
1887. Em. Rohde. — Histol. Unters. über das Nervensystem der Polychaeten. *Zool. Beiträge* herausg. v. A. Schneider. Bd. 2. 1887.
1888. F. Vejdovský. — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag. 1888-1892.
1889. F. Vejdovský. — Vývoj a morfologie nervové soustavý bilaterii. *Věstník král. čes. spol. nauk*, 1889.

1. Voyez aussi : *G. Retzius*, Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. dans *Biol. Unters.*, N. F. I.

1889. B. Haller. — Beiträge zur Kenntniss der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer, 1889.

1890. G. Retzius. — *Biologische Untersuchungen*, N. F. 1.

1892. M. v. Lenhossék. — Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Fasern bei Lumbricus. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XXXIX, 1892.

1893. E. Rohde. — Ganglienzelle und Neuroglia. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLII, 1893.

1894. Friedländer. — Altes und neues für Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LVIII, 1894.

895. Em. Rohde. — Ganglienzelle, Axencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLV, 1895.

1895. B. Nemec. — V. plus haut.

1895. G.-H. Parker. — *Id.*

1897. F. Vejdovský. — *Zoologie všeobecná i soustavná*, Sešit, 3.

C. — Bibliographie dans laquelle j'ai puisé pour l'étude comparée de l'œil composé.

1891. S. Exner. — Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten, 1891.

1891. G. Retzius. — Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von Nereis. *Biol. Unters.*, N. F. 2.

1894. P.-R. y Cajal. — Die Retina der Wirbelthiere, 1874.

1896. M. v. Lenhossék. — Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. *Arch. f mikr. Anat. u. Entw.* Bd. XLVII.

1896. A. S. Dogiel. — Die Nervenelemente im Kleinhirne der Vögel und Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.*, Bd. XLVII.

1896. Kölliker. — Handbuch der Gewebelehre, Bd. II.

Explication des figures.

Fig. 1. — Ganglions de l'œil gauche de *Hippolyte*. Obj. 4, oc. 2. Reichert. *1g*, rétine ; *2g*, epiopticum ; *3g*, opticum ; *4g*, lobe optique ; *bm*, membrane basale ; *nv*, chiasma.

Fig. 2. — Rétine de *Virbius*. Immers. à l'eau, oc. 4. *jr*, noyau à chaînette ; *nv*, fibres nerveuses ; *hv*, fibres transversales (commissures) ; *2j*, couche des noyaux ; *1d*, *2d*, bande supérieure et inférieure des dendrites.

Fig. 3. — Coupe horizontale du lobe olfactif (sa surface). Immers. à l'eau, oc. 2.

Fig. 4. — Coupe oblique au milieu du lobe olfactif ; *c*, veines ; *p*, nœuds ; *p'*, nœuds coupés transversalement.

Fig. 5. — Coupe sagittale du troisième ganglion thoracique ; *u*, nœuds ; *cm*, connectif longitudinal de la bande nerveuse abdominale. Obj. 4 oc. 2.

Fig. 6. — Epiopticum (*Hippolyte*). Près de la lettre *a* on voit l'entrée de trois fibres nerveuses (cf. texte). Immers. à l'eau, oc. 4.

Fig. 7. — Trois nœuds du lobe olfactif (*Virbius*) (cf. fig. 9). Immers. à l'eau. oc. 4.

Fig. 8. — Massue du quatrième ganglion.

Fig. 9. — Coupe sagittale du milieu du lobe olfactif (*Hippolyte*). Obj. 4, oc. 2.

Fig. 10. — Coupe oblique (sagittale) du lobe olfactif du *Homarus*. On voit, près de la lettre *a*, à la surface, des petits nœuds et au-dessous d'eux les nœuds pyramidaux au milieu des nœuds de la couronne; près de l'entrée des fibres nerveuses, des nœuds foncés (et les noyaux). Dans la partie postérieure du lobe on voit les nœuds pyramidaux coupés transversalement. Obj. 5, oc. 2.

Fig. 11. — Figure schématique faisant voir l'arrangement des ganglions optiques et des fibres nerveuses (cf. fig. 1).

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

SUR LE DÉVELOPPEMENT

DE LA

CELLULE-MÈRE DU SAC EMBRYONNAIRE DES LILIACÉES

ET EN PARTICULIER SUR L'ÉVOLUTION

DES FORMATIONS ERGASTOPLASMIQUES

PAR

M. BOUIN
Préparateur à la Faculté
des Sciences de Nancy.

P. BOUIN
Professeur agrégé à la Faculté
de médecine de Nancy.

Planches XVII et XVIII.

Nous avons, dans une note préliminaire (98-*a*), démontré la présence de filaments particuliers dans la cellule-mère du sac embryonnaire des Lilaciées. Comparant nos résultats avec ceux que **Ch. Garnier** (97) a obtenus sur les cellules glandulaires des Vertébrés supérieurs, nous étions arrivés à la conclusion suivante : « Nous pensons, avec **Ch. Garnier**, que ces filaments sont l'expression morphologique d'une activité particulière du protoplasme, que cette activité doit être un processus d'élaboration chimique, que leur présence doit être un fait général et qu'on doit les rencontrer non seulement d'une façon à peu près constante dans les éléments glandulaires proprement dits, mais dans toutes les cellules qui, pendant une certaine période de leur évolution, fabriquent et accumulent des substances spéciales de réserve. Avec **Ch. Garnier** nous proposons de donner à ce cytoplasme ainsi différencié en filaments le nom d'*ergastoplasme*[1], pour le distinguer d'autres formations analogues, et en particulier du kinoplasme de **Strasburger**, et pour spécifier ainsi le

1. De ἐργάζομαι, élaborer en transformant.

Mars 1899.

rôle probable que nous lui assignons dans l'ensemble des processus organiques de la cellule ».

Dans le présent travail, nous nous proposons de revenir avec plus de détails sur les faits déjà signalés, en insistant en outre sur les phénomènes qui se passent simultanément dans le noyau de la cellule. Pour faire l'étude, aussi complète que possible, du développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées, nous serons forcément amenés à parler de la question de l'origine du fuseau achromatique; mais nos observations ne concordant pas en tous points avec celles des principaux auteurs qui ont traité cette question, nous devons nous tenir sur la réserve et attendre qu'une étude plus approfondie nous permette de grouper un nombre plus considérable d'observations.

L'évolution de la cellule-mère du sac embryonnaire, à partir du moment où elle se distingue à peine des cellules nucellaires voisines jusqu'à la première bipartition du noyau, a été peu étudiée. La plupart des auteurs se sont uniquement attachés à l'étude des phénomènes de la division, de la formation de l'appareil de l'œuf et de la fécondation.

Mottier (97) est, à notre connaissance du moins, le seul auteur qui ait mis en évidence des formations intraprotoplasmiques analogues à celles que nous allons étudier. Chez *Lilium martagon*, *Lilium candidum*, *Lilium umbellatum*, *Helleborus fœtidus*, *Podophyllum peltatum*, lorsque la cellule-mère du sac est devenue volumineuse au point d'occuper tout le nucelle, il voit apparaître dans le cytoplasme un système remarquable. Outre la structure réticulo-alvéolaire habituelle, il observe des cordons épais dont l'orientation n'est pas forcément la même dans les diverses cellules-mères du sac embryonnaire. Ces cordons forment une sorte de feutrage autour du noyau, ou apparaissent aux deux pôles de la cellule comme des masses de filaments à trajet parallèle, ou irradient au dehors dans une ou plusieurs directions, en s'écartant du noyau. De plus, **Mottier** affirme que ces fibrilles protoplasmiques ne contribuent pas à la formation du fuseau; elles disparaissent au contraire à un stade plus avancé du développement et bien avant le début de la prophase.

Antérieurement, **Guignard** (91), dans *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, etc., avait signalé des formations filamenteuses dans la cellule-mère du sac. Il figure des stries cytoplasmiques radiaires partant du noyau (fig. 45, 46, 47), et il voit ces stries prendre part à la formation du fuseau achromatique. Il est bien évident que **Guignard** figure des productions de toute autre nature que celles signalées par **Mottier**. Nous les avons d'ailleurs retrouvées, mais elles apparaissent à des stades où les formations ergastoplasmiques ont disparu; elles ne présentent pas en outre le caractère essentiel des filaments ergastoplasmiques, à savoir la colorabilité par les matières colorantes basiques d'aniline.

Went (87), dans *Fritillaria* et *Narcissus*, **Strasburger** (95) dans *Galanthus nivalis*, **Belajeff** (94) dans *Larix europæa* et *Lilium*; **Farmer** (95), **Dixon** (95) dans *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, etc., ont décrit des faits analogues. Tous font dériver le fuseau achromatique de formations filamenteuses semblables à celles qu'a observées **Guignard**; elles se différencient dans le cytoplasme au moment de la prophase. **Osterhout** (97) décrit dans les cellules-mères des spores d'*Equisetum* des fibrilles protoplasmiques qui apparaissent au *début de la prophase* : elles se disposent autour du noyau en un feutrage très serré; puis ces fibrilles s'épaississent et s'allongent, se disposent perpendiculairement à la surface du noyau, se réunissent par groupes au niveau de leur extrémité périphérique et forment ainsi des fuseaux dirigés radiairement. Après la disparition de la membrane nucléaire, ces fuseaux pénètrent dans le noyau et se mettent en connexion avec les filaments de linine; par leur juxtaposition prennent naissance de nouveaux groupes de fibres qui, finalement, s'ordonnent en deux systèmes opposés l'un à l'autre et constituent un fuseau bipolaire. On assiste ainsi à la genèse de la figure achromatique aux dépens du cytoplasme.

Il y a dans les phénomènes décrits par **Osterhout** une certaine ressemblance avec ceux qui font l'objet de notre présent travail. Mais il y a une différence fondamentale, essentielle, à notre point de vue : ces formations apparaissent en deux périodes bien distinctes du développement de la cellule-mère;

nous pensons donc qu'il n'y a pas lieu de rapprocher les observations d'**Osterhout** des nôtres.

Depuis la publication de notre note préliminaire nous avons appris que plusieurs auteurs avaient eu l'occasion de vérifier nos observations. M. le professeur **Guignard** a vu des différenciations semblables dans des cellules-mères du pollen. M. le docteur **B. Longo**, dans une lettre qu'il nous a adressée le 24 juillet 1898, nous dit avoir fait des observations analogues dans les cellules-mères définitives du pollen des Calycanthacées. Voici d'ailleurs ce qu'il dit à ce sujet : « Ed io son ben lieto di tale pubblicazione da loro fatta in quanto che alcune mie osservazioni (quantunque tutt'altro che approfondite al riguardo) concordano con le loro osservazioni, che io mi permetto di esporre.

« Io in fatti avevo anche osservato che nel citoplasma delle cellule madri definitive del polline delle *Calycanthaceae*, prima che i loro nuclei si fossero messi in cariocinesi, in alcuni miei preparati all'ematossilina ferrica (Heidenhain) si trovavano dei corpi analoghi a quelli da loro molto appropriatamente chiamati *paranucleari*, i quali variavano di grandezza e talora anche di forma (quantunque però con predominio della forma sferica o sferoidale) presentanti qualche volta anche dei vacuoli.

« Naturalmente io non posso pronunziarmi con certezza (s'entende per le *Calycanthaceae*) al riguardo della loro origine e della loro funzione non avendo fatto delle ricerche in proposito. Però, anche primo di aver letto il loro bel lavoro, io escludevo che potessero essere di origine nucleolare, specialmente pel fatto che, al momento in cui i nuclei di tali cellule stavano per entrare in profasi, tali corpi non si trovarono mai in nessuno dei preparati da me osservati. Le sferule poi, comportantesi come nucleoli e che si trovano in seguito nel citoplasma durante le due cariocinesi successive di tali cellule (io me ne sono convinto mediante accurate osservazioni) provengono da spezzettature del nucleolo, le quali spezzettature fuorescono dal nucleo al momento che si dissolve la parete nucleare.

« Oramai però, dopo la lettura del loro bel lavoro, io inclinerei a credere che anche per le *Calycanthaceae* tali corpi *para-*

nucleari siano di origine citoplasmatica (o *ergastoplasmatica*), quantunque però, ripeto, io non ho punto fatto delle ricerche *ad hoc.* »

Il résulterait donc, d'après ces observations, que la présence de formations ergastoplasmiques serait un fait assez général aussi bien dans la cellule-mère du pollen que dans la cellule-mère du sac embryonnaire.

Dans cette étude, nous nous proposons de nous occuper également, ainsi que le titre de ce travail le fait pressentir, des modifications qui se réalisent dans la chromaticité du noyau de la cellule-mère au cours de son développement. Mais aucune observation n'a encore été faite dans ce sens, à notre connaissance du moins; nous n'entrerons donc à ce sujet dans aucun détail; nous ne pourrions guère les rapprocher que des phénomènes analogues qui se passent dans la vésicule germinative de l'œuf.

Technique. — Pour la fixation des matériaux sur lesquels ont porté nos recherches, nous avons employé les réactifs fixateurs les plus variés : liquide de Flemming, de Lindsay, le formol picrique, soit la formule donnée par P. Bouin (97), soit la même formule moins l'acide acétique. Nous avons employé également le liquide de Hermann, ou ce même liquide dans lequel nous avions remplacé l'acide osmique par du formol, ce qui nous donnait la formule suivante :

Chlorure de platine à 1 0/0	70	parties.
Formol pur à 40 0/0 d'aldéhyde	25	—
Acide acétique	2,5 à 5	—

Pour éviter une réduction trop rapide du mélange, nous n'ajoutons l'acide acétique qu'au moment d'employer le réactif. Nous y avons laissé nos pièces environ douze heures, et avons procédé ensuite à un lavage soigné. Contrairement à l'affirmation de la majorité des histologistes, les pièces ainsi traitées se colorent avec une grande énergie; la coloration par la safranine surtout est particulièrement brillante et c'est sur des pièces fixées par ce procédé et colorées d'après la méthode de Benda

que nous avons observé les modifications dans la chromaticité du noyau chez *Fritillaria imperialis*. C'est ce réactif que nous appellerons au cours de ce travail formol platinique.

Outre ces liquides nous avons encore employé d'autres fixateurs dans lesquels nous avons cherché à combiner les composants de telle façon que toutes les méthodes de coloration nous soient permises. Nous donnions dans de précédents articles des formules que nous avons été conduits à modifier légèrement. Nous avons remarqué en effet que l'acide formique, qui, au début, nous avait semblé préférable à l'acide acétique, présentait au contraire le grave inconvénient de rendre le mélange très altérable; nous lui préférons l'acide acétique. Voici d'ailleurs les formules des liquides que nous avons utilisés :

a).	Chlorure de platine à 1 0/0	20 parties.
	Sublimé, 1 à 2,5 0/0	20 —
	Formol pur à 40 0/0 d'aldéhyde	10 —
	Acide acétique	2 à 5 —
b).	Chlorure de platine à 1 0/0	10 —
	Acide picrique sol. aq. sat	20 —
	Formol pur à 40 0/0 d'aldéhyde	10 —
	Acide acétique	2 à 5 —

Nous laissons les pièces douze à vingt-quatre heures, ou même davantage, dans ces réactifs, mais nous croyons qu'il est bon de ne pas prolonger la fixation au delà de trois jours.

Il est préférable de n'ajouter l'acide acétique qu'au moment de se servir du liquide; nous avons même assez fréquemment utilisé le mélange (*b*) sans addition d'acide acétique, et nous en avons néanmoins obtenu de bons résultats. Nous pensons en outre que les proportions indiquées n'ont rien d'absolu et qu'on doit les faire varier suivant les tissus que l'on doit fixer. Nous avons eu maintes fois la preuve que tel mélange peut donner des résultats excellents pour tel ou tel tissu et médiocres pour d'autres. Ainsi, nous avons remarqué que le liquide de Flemming, par exemple, si parfait en bien des circonstances, est absolument défectueux lorsqu'il s'agit de la fixation des œufs et des testicules de Mammifères.

Après fixation dans le liquide (*a*) nous lavons les pièces une

demi-heure à une heure dans l'eau courante; puis nous les portons dans l'alcool à 70° additionné de quelques gouttes de teinture d'iode, et de là dans les alcools progressivement renforcés. Après le liquide (*b*), nous procédons à un lavage de quatre à cinq heures dans l'eau courante, avant de les faire passer dans la série des alcools. Quand le lavage n'a pas été suffisant, les pièces brunissent dans l'alcool; il se produit à leur surface un précipité noir dont il est presque impossible de se débarrasser.

Nous avons essayé les colorations les plus variées, mais nous nous contenterons de citer celles qui nous ont donné les meilleurs résultats. Pour la coloration des productions ergastoplasmiques nous avons employé la safranine, le violet de gentiane et l'orange d'après le procédé de Flemming; ce procédé de teinture nous a donné de bons résultats, aussi bien après les fixations par le formol platinique, les liquides (*a*) et (*b*) qu'après le liquide chromo-acéto-osmique de Flemming. L'hématoxyline après mordançage par l'alun de fer suivant la méthode de Heidenhain ou après mordançage par le *liquor ferri sulfurici oxydati* de Benda est encore la méthode qui nous a donné de beaucoup les préparations les plus démonstratives. Après les liquides picriques surtout, les préparations étaient particulièrement nettes. Nous avons employé la laque ferrique d'hématoxyline soit seule, soit en coloration combinée avec l'érythrosine, la méthyléosine ou la fuchsine acide. La coloration par la thionine et l'un des colorants plasmatiques précédemment cités a l'avantage d'être plus élective que la coloration par l'hématoxyline ferrique. En effet, comme nous le verrons plus loin, la thionine se porte exclusivement sur les filaments ergastoplasmiques et sur le nucléole. Nous avons opéré de la façon suivante. Les coupes collées sur porte-objets et débarrassées de la paraffine, sont passées dans les alcools, lavées à l'eau et ensuite plongées trois à quatre heures dans une solution aqueuse concentrée de thionine. Elles sont passées à l'eau, puis immergées pendant quelques minutes dans la rubine, la méthyléosine ou l'érythrosine. Les coupes sont rapidement déshydratées dans l'alcool absolu, et on achève la différenciation dans l'essence de girofle. On suit la décoloration sous le microscope. Le bleu de toluidine

colore bien les filaments ergastoplasmiques, mais il vire au vert sous l'influence de l'acide picrique et, jusqu'à présent, nous a paru se prêter assez mal aux colorations combinées.

Pour étudier les changements qui surviennent dans la chromaticité du noyau nous avons surtout utilisé la méthode de Benda (safranine et vert lumière) après fixation par le formol-platinique.

Exposé des faits. — Avant d'entrer dans la description des faits, nous rappellerons tout d'abord que chez *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, le sac embryonnaire ne se constitue pas comme à l'ordinaire. Dans ces espèces, en effet, il n'y a formation ni de calotte ni de cellules-filles. Une cellule située immédiatement sous l'épiderme du nucelle cesse de se diviser; son protoplasme devient plus homogène que celui des cellules voisines; elle augmente ensuite considérablement de volume et se développe directement en sac embryonnaire.

Dès le début du développement du sac embryonnaire, on constate que des modifications profondes se réalisent dans le cytoplasme et le noyau. Ce sont les modifications cytoplasmiques qui, dès le principe, ont attiré notre attention.

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le dire, nous nous sommes limités, dans ce travail, à l'étude des trois genres *Lilium*, *Fritillaria* et *Tulipa*. Dans le premier genre, nous avons étudié surtout *Lilium candidum*, n'ayant pu nous procurer les *Lilium tigrinum* et *Lilium martagon* qu'en quantité insuffisante. Dans le dernier genre, nos recherches ont principalement porté sur *Tulipa sylvestris* et *Tulipa gesneriana*. Si, dans leur ensemble, les faits observés dans les trois genres étudiés concordent entre eux, nous avons cependant rencontré quelques différences qui nous forcent à les décrire successivement dans chaque genre. Nous les comparerons ensuite les uns avec les autres et chercherons à établir la marche générale des processus qui se réalisent dans la cellule-mère du sac pendant la période prémitotique de son évolution.

Le *Lilium candidum* L. nous paraît particulièrement favorable pour l'étude des filaments ergastoplasmiques que nous

avons rencontrés dans la cellule-mère du sac embryonnaire. C'est dans une cellule de *Lilium candidum* que nous les avons observés pour la première fois, et, grâce au matériel abondant que nous a fourni M. le Professeur Le Monnier, nous avons pu pas à pas suivre leur évolution.

On peut de très bonne heure distinguer la cellule du nucelle qui va se différencier pour devenir la cellule-mère du sac embryonnaire. C'est tout d'abord sur le noyau que portent les premières modifications. Ce noyau en effet augmente considérablement de volume, il semble moins riche en chromatine et les mailles du réticulum chromatique deviennent de plus en plus larges. Le cytoplasme lui aussi ne tarde pas à se développer rapidement; la future cellule-mère dès lors se distingue, par son volume et son cytoplasme dense, des cellules nucellaires voisines.

Si on examine avec soin ce cytoplasme, on ne peut y découvrir une structure définie. Il paraît seulement très finement granuleux. Sur les préparations colorées par la safranine et le vert lumière, la jeune cellule-mère se distingue tout de suite, son cytoplasme retenant la coloration par la safranine avec plus d'énergie que celui des cellules nucellaires voisines.

Mais en même temps que la cellule-mère du sac embryonnaire augmente de volume, il apparaît dans son cytoplasme une structure très peu accusée, mais qui, néanmoins, se montre nettement réticulaire. Ce réticulum, formé de fibrilles anastomosées, retient plus fortement la coloration par la safranine que l'hyaloplasme contenu à l'intérieur de ses mailles. Cette colorabilité relative par la safranine du cytoplasme de la cellule-mère jeune ne nous paraît d'ailleurs pas avoir grande importance; elle est due sans aucun doute à la densité de ce cytoplasme et ne persiste pas très longtemps. Bientôt en effet, *le cytoplasme ne prend plus que les colorants acides, les colorants basiques se fixant exclusivement sur le noyau*. Le réticulum, dont les mailles peuvent mesurer environ de 1 μ à 1,5 μ de diamètre, retient les colorants tels que l'orange G, la fuchsine S, le vert lumière, les éosines, etc.; à l'intérieur de ces mailles apparaissent bientôt de nombreuses granulations d'une ténuité extrême. Réticulum et granulations ne se distinguent nullement par leurs réactions.

Plus tard, dans la suite du développement, le réticulum s'accentue, ses mailles augmentent de dimensions et certaines parties de ce réticulum s'épaississent irrégulièrement. Faisons remarquer que, d'une façon schématique, on peut considérer ce réticulum comme constitué par des filaments dont les uns sont disposés à peu près concentriquement autour du noyau, et dont les autres, dirigés perpendiculairement aux premiers, constituent des anastomoses transversales. C'est sur les fibrilles concentriques que vont se réaliser presque exclusivement les modifications qui nous intéressent. Comme nous l'avons déjà dit, la plupart de ces fibrilles s'épaississent d'une façon notable. L'épaississement ne porte pas sur toute la longueur des fibrilles concentriques du réticulum; il se localise au contraire sur certaines parties, parties dont la région moyenne présente un diamètre plus considérable que les extrémités, qui s'effilent de plus en plus en plus (pl. XVII, fig. I).

Les fibrilles ainsi épaissies n'ont pas un trajet rectiligne; bien au contraire, elles présentent des plicatures très nettes, et c'est aux sommets de ces angles que viennent s'attacher les fibriles constituant ce que nous avons appelé les anastomoses transversales. Ces anastomoses transversales n'échappent pas complètement aux modifications dont nous venons de parler. Elles subissent aussi un certain accroissement de diamètre au voisinage de leur point d'insertion sur les fibrilles concentriques.

Quel est le mécanisme qui préside à l'épaississement des fibrilles du réticulum cytoplasmique? Examinées à un très fort grossissement au début de leurs transformations, ces fibrilles semblent granuleuses, comme s'il se déposait à leur surface de très fines granulations qui les envelopperaient à la façon d'une gangue. Cet aspect n'est sans doute pas l'expression de la réalité; peut-être est-il produit par les réactifs coagulants employés pour la fixation. Quoi qu'il en soit, tout se passe comme s'il y avait un apport direct de substance se déposant autour des fibrilles sous forme de fins granules. Ces granulations, comme nous avons eu déjà l'occasion de le dire, ne se déposent pas uniformément sur les filaments cytoplasmiques, mais se localisent sur certaines parties dont la région moyenne acquiert

un volume plus considérable que les extrémités, qui se prolongent en une pointe effilée.

Mais ce qui caractérise surtout ces filaments fusiformes, ce sont les modifications qui se réalisent dans leur nature chimique, modifications qui se traduisent par une affinité toute particulière pour les matières colorantes basiques d'aniline. Alors que les autres parties du cytoplasme retiennent comme à l'ordinaire les colorants acides, les filaments conservent énergiquement les colorants basiques, comme la safranine, le violet de gentiane, le bleu de thionine, etc.; c'est surtout par la laque ferrique d'hématoxyline de Heidenhain qu'ils se laissent le mieux mettre en évidence. Dès lors, la différenciation du cytoplasme que nous avons appelée ergastoplasme est constituée. A ce stade, la cellule-mère offre l'aspect que nous avons représenté dans la figure 2 de la planche XVII. On aperçoit dans le cytoplasme des filaments irréguliers fortement colorés par l'hématoxyline ferrique et ordonnés à peu près concentriquement par rapport au noyau.

Dans les stades ultérieurs du développement, la structure particulière que nous venons de décrire continue à s'accentuer. Puis, les filaments quittent leur disposition régulièrement concentrique autour du noyau et se répandent sans aucun ordre dans le cytoplasme. Les anastomoses qui les réunissaient les uns aux autres se rompent; il n'en subsiste que de minces prolongements, étirés en pointes très fines, et qui s'attachent sur les filaments de distance en distance. Les formations ergastoplasmiques sont alors distribuées sans ordre dans le cytoplasme; les filaments sont enchevêtrés les uns dans les autres et donnent l'impression d'un écheveau emmêlé.

Bientôt, à ce bouleversement des formations filamenteuses, succède leur orientation en sens radiaire autour du noyau. Peu à peu, les filaments subissent un mouvement de bascule; une de leurs extrémités se tourne vers le noyau, tandis que l'autre extrémité flotte librement dans le cytoplasme ambiant. Tout se passe donc comme si le noyau exerçait une attraction magnétique sur les bâtonnets cytoplasmiques, leurs extrémités ayant des pôles de nom contraire. Il est cependant

impossible de dire quel est, pour un filament donné, l'extrémité qui se dirigera vers le noyau; les filaments d'une même région semblent subir des mouvements en sens inverse les uns des autres, et c'est précisément ce fait qui donne à l'ensemble de la formation ergastoplasmique, à un certain stade, l'aspect d'*écheveau* emmêlé dont nous avons parlé précédemment.

Un fait remarquable, et dont la cause nous échappe, c'est que les filaments ne sont pas uniformément répartis sur toute la surface du noyau. Bien souvent, ils sont disposés sous la forme d'une sorte de collerette qui enveloppe totalement ou presque totalement la membrane nucléaire; ou bien ils dessinent autour du noyau un croissant plus ou moins développé qui peut embrasser les trois quarts, la moitié, ou une étendue moins grande encore de sa périphérie; ou bien, ils sont disposés en deux ou plusieurs amas distincts les uns des autres, et dont chacun prend contact avec une région différente de la membrane nucléaire. Dans tous les cas, les filaments se présentent comme des bâtonnets trapus, très colorés, juxtaposés les uns à côté des autres à la manière des branches d'une palissade qui s'implanterait sur la totalité ou sur une ou plusieurs parties de la circonférence du noyau.

Nous venons de dire que les bâtonnets s'orientaient perpendiculairement à la surface du noyau; cela nous semble toujours vrai pour le pôle supérieur, c'est-à-dire le pôle du sac embryonnaire tourné vers le point où se différenciera le micropyle. Quant aux filaments situés à la base de la cellule, c'est-à-dire au pôle qui regarde la chalaze, ils conservent fréquemment leur orientation primitive et se présentent sous la forme d'un faisceau perpendiculaire au grand axe du sac embryonnaire (fig. 4, pl. XVII).

A ce moment de leur évolution, les filaments ont acquis leur diamètre maximum; les restes de leurs anastomoses transversales ont encore diminué d'importance; dans quelques cas même il est impossible de les apercevoir. En même temps ils sont devenus moins anguleux, ils ont perdu cet aspect articulé si caractéristique qu'ils offraient au début de leur formation. Ils se sont transformés peu à peu en véritables bâtonnets à peu près

d'égale longueur ce qui contribue beaucoup à donner aux cellules l'aspect tout particulier que nous avons représenté dans les figures 3, 4 et 5 de la planche XVII. Ce qu'il y a surtout de remarquable, c'est l'affinité de plus en plus spécifique que ces bâtonnets montrent pour les colorants nucléaires et tout spécialement pour l'hématoxyline employée d'après la méthode de M. Heidenhain, après mordançage à l'alun de fer. Les préparations colorées par le bleu de thionine et la méthyléosine sont les plus démonstratives; les filaments ergastoplasmiques et le nucléole seuls restent fortement colorés par la thionine; la charpente nucléaire et la chromatine se colorent au contraire par la méthyléosine. Cette dernière réaction nous indique qu'il y a en réalité une différence assez notable entre la nature chimique des bâtonnets et celle des substances chromatiques du noyau. C'est là une nouvelle donnée que la coloration par l'hématoxyline ferrique ne pouvait nous faire soupçonner. A cause de cette identité de réaction entre les filaments ergastoplasmiques et le nucléole, on pourrait être tenté de rapprocher ces filaments de formations analogues observées par différents auteurs et dont l'origine devrait être recherchée dans la substance nucléolaire. Mais ici nous suivons nettement la formation des filaments ergastoplasmiques aux dépens des fibrilles du cytoplasme, et nous ne pensons pas qu'il s'agisse d'un transport de substance nucléolaire allant se déposer à la surface des filaments du réticulum cytoplasmique, car l'affinité du nucléole pour les matières colorantes ne semble pas s'être modifiée au cours du processus.

Dans les ovaires de *Lilium* plus avancés dans leur évolution, les bâtonnets ont quitté la portion équatoriale de la cellule et ont émigré aux deux pôles du noyau. Les bâtonnets qui émigrent au pôle supérieur de la cellule sont toujours plus nombreux que ceux qui restent au pôle inférieur. Au niveau du pôle supérieur ils forment le plus souvent une espèce de colerette ou une véritable calotte. D'autres fois, au contraire, ils se réunissent en plusieurs amas indépendants; dans ces amas, les bâtonnets sont sensiblement parallèles entre eux et dirigés perpendiculairement à la surface du noyau. Au pôle inférieur ils

se groupent très généralement en un seul faisceau dont l'orientation est presque toujours perpendiculaire au grand axe de la cellule (fig. 4, pl. XVII).

Cet état ne persiste pas longtemps. Le groupe de filaments situé à la partie inférieure de la cellule ne tarde pas à montrer des modifications profondes. Ces filaments se rapprochent les uns des autres, se fusionnent entre eux, subissent une sorte de gélification, et bientôt on ne voit plus à leur place qu'une tache arrondie, homogène, colorable par l'hématoxyline ferrique (fig. 5, pl. XVII). A un fort grossissement, on peut apercevoir dans cette masse quelques bâtonnets dont les contours sont fortement estompés. Les filaments qui constituent le ou les groupes supérieurs ne tardent pas à montrer les mêmes signes de dégénérescence. A leur place, on ne distingue bientôt plus qu'un certain nombre de masses colorables que nous appellerons *corps paranucléaires*.

Dans plusieurs cas, nous avons observé, dans le cytoplasme d'une seule cellule-mère, un grand nombre de petites masses arrondies; nous avons pu en compter 15, 16 et même davantage. Ces corps d'apparence homogène ou vaguement granuleuse ressemblent en tous points aux masses paranucléaires; leurs dimensions et leur colorabilité seules diffèrent; ils sont beaucoup plus petits que les masses paranucléaires et moins facilement colorables. Nous les désignerons sous le nom de *corpuscules paranucléaires*. Il nous semble difficile d'admettre ici une formation directe des corpuscules paranucléaires aux dépens des filaments ergastoplasmiques. Nous n'avons jamais vu se former dans une cellule-mère du sac embryonnaire de *Lilium* plus de trois à quatre faisceaux de bâtonnets, donnant naissance à autant de masses paranucléaires. Nous sommes donc tout naturellement conduits à penser que les corpuscules paranucléaires proviennent de la fragmentation des corps paranucléaires. En tous cas, jamais nous n'avons pu mettre en évidence à la fois des *corpuscules* paranucléaires et des masses volumineuses, fortement colorables, que nous puissions assimiler aux corps paranucléaires.

Dans les stades ultérieurs du développement de la cellule-

mère nous n'avons pu mettre en évidence, à l'intérieur du cytoplasme, autre chose que des globules sphériques, très ténus, variables dans leurs dimensions et présentant la réaction des graisses. Jamais nous n'avons pu y déceler la présence de corps, corpuscules ou bâtonnets colorables électivement soit par la thionine ou le bleu de toluidine, soit par l'hématoxyline ferrique.

Cette transformation des filaments ergastoplasmiques en corps paranucléaires et la disparition de ces corps doit s'effectuer avec une certaine rapidité, car il est assez rare d'en rencontrer dans les préparations. En tous cas, chez *Lilium candidum*, nous n'avons vu que deux ou trois fois des corps paranucléaires très nets. Les cellules-mères renfermant un grand nombre de corpuscules paranucléaires sont moins rares, mais comme nous l'avons déjà dit, nous n'avons pu, chez *Lilium* du moins, trouver les stades intermédiaires entre les deux sortes de formations sus-indiquées. Dans les sacs embryonnaires plus âgés, ces dégénérats ont disparu. Il nous a même semblé que, dans bien des cas, la formation de corps ou de corpuscules paranucléaires est seulement ébauchée, et que toutes les différenciations cytoplasmiques dont nous avons parlé disparaissent sans avoir dépassé le stade représenté à la partie inférieure de la fig. 5 de la planche XVII.

De ce que nous venons de voir il résulte donc que les productions ergastoplasmiques ne sont nullement en relation avec le mouvement cytodiérétique de la cellule-mère, puisque au contraire elles disparaissent avant même que le noyau ne soit entré en prophase. Elles constituent donc un organe bien défini ayant une évolution spéciale qui se réalise pendant une période bien limitée de la vie de la cellule.

Fritillaria imperialis. — Les phases initiales de la formation des filaments colorables sont identiques chez *Fritillaria* et chez *Lilium candidum*; nous ne nous y arrêterons pas. Même origine aux dépens des fibrilles du réticulum cytoplasmique, même aspect fusiforme des filaments, même affinité pour les matières colorantes basiques d'aniline. Mais ici la disposition des filaments varie un peu. Nous les voyons bien encore, au début de

leur évolution, se disposer d'une manière concentrique autour du noyau, puis subir un mouvement de bascule analogue à celui que nous avons décrit à propos de *Lilium* ; là aussi ce mouvement de bascule s'opère sans ordre et aboutit au même bouleversement des filaments cytoplasmiques. Puis les filaments prennent une orientation à peu près perpendiculaire à la surface de la membrane nucléaire. Jusqu'ici donc, nous ne remarquons aucune différence dans l'évolution des formations ergastoplasmiques chez *Lilium* et chez *Fritillaria*. Mais dans la suite, chez *Fritillaria*, l'évolution régressive de ces formations ne suit pas une marche régulière. Les filaments, au lieu d'émigrer aux deux pôles de la cellule, se rassemblent par petits groupes plus ou moins nombreux et distribués en des points quelconques de la cellule. La fig. 3 de la pl. XVII nous montre, sur la coupe d'une cellule-mère de *Fritillaria imperialis*, que les filaments se sont groupés en trois amas distincts. Si au lieu de considérer cette seule coupe, on étudie les autres coupes intéressant la même cellule, on arrive à découvrir sept amas semblables. Le nombre de ces agglomérations est extrêmement variable d'une cellule à l'autre; nous en avons compté jusqu'à quatorze et quinze dans la même cellule.

D'autre part, d'après ce que nous avons vu chez *Lilium*, ce nombre paraît en général beaucoup moins élevé dans cette espèce que chez *Fritillaria*; nous verrons en outre que chez *Tulipa* il est très généralement réduit à deux. Ces constatations nous ont incités à examiner de plus près les cellules au stade de formation des faisceaux. Nous avons compté aussi exactement que possible le nombre des faisceaux dans chaque cellule; nous avons d'autre part cherché, en reconstituant la cellule, à nous faire une idée exacte de sa forme. En comparant et le nombre des faisceaux d'une part, et la forme des cellules d'autre part, nous sommes arrivés à nous convaincre que les variations dans le nombre des faisceaux étaient simplement en relation avec la forme de la cellule. En effet, tandis que nous n'observons, en général, que deux faisceaux dans une cellule très allongée (Tulipe, fig. 5-7, pl. XVIII), nous en comptons un grand nombre dans une cellule cubique (Fritillaire, fig. 3, pl. XVII).

Chacun des groupes de fibrilles colorables ne tarde pas à subir les modifications spéciales dont nous avons parlé précédemment et sur lesquelles nous ne reviendrons pas; ces modifications aboutissent à la formation de corps ou de corpuscules paranucléaires.

Nous avons eu l'occasion de remarquer une disposition toute particulière que nous n'avons rencontrée fréquemment que chez *Fritillaria imperialis*. Dans les cellules qui renferment un grand nombre de corpuscules paranucléaires très nets, nous avons pu voir, en même temps, des formations filamenteuses très abondantes, mais se distinguant des filaments ergastoplasmiques typiques. Les corpuscules paranucléaires étaient entourés de filaments peu colorables par les matières colorantes basiques d'aniline et l'hématoxyline ferrique; ces fibrilles cytoplasmiques s'enroulaient autour des corpuscules et figuraient ainsi d'élégants tourbillons. Nous nous sommes demandé si nous nous trouvions ici en présence de fibrilles néo-formées, mais l'étude attentive de nos préparations nous a montré que ces fibrilles ne sont que des filaments ergastoplasmiques en voie de disparition ou plutôt de transformation, et le centre des tourbillons dégénérant le premier fournit l'aspect représenté dans les figures 6, pl. XVII, et 8, pl. XVIII. Nous voyons là, et nous aurons l'occasion de le revoir en parlant de la Tulipe, que tous les filaments ergastoplasmiques ne concourent pas forcément à la formation des corps ou corpuscules paranucléaires; seule leur colorabilité par les colorants basiques diminue, preuve évidente qu'ils sont atteints par la dégénérescence. D'ailleurs, la persistance de ces restes filamenteux n'est pas de longue durée. Jamais il ne nous a été possible de mettre en évidence de semblables productions au moment où le noyau entrait en prophase.

En examinant des préparations de *Fritillaria imperialis* fixées par le mélange chlorure de platine, formol, acide acétique, et colorées par la méthode de Benda (safranine et vert lumière), nous avons été frappés de l'élection spéciale du noyau de la cellule-mère pour ces colorants. Le noyau des cellules-mères (fig. 2, pl. XVIII) est en effet uniquement coloré par le vert lumière, tandis qu'au contraire les noyaux des cellules

Mars 1899.

environnantes retiennent énergiquement la coloration par la safranine. Cette anomalie de coloration s'est présentée à nous avec une telle constance que nous avons voulu essayer de la reproduire après d'autres modes de fixation et par d'autres procédés de coloration; mais les résultats obtenus se sont toujours montrés beaucoup moins beaux qu'en opérant ainsi que nous venons de le dire. En examinant d'autre part de très jeunes ovaires, traités de la même façon, ovaires dans lesquels la cellule-mère commençait seulement à se différencier, nous avons remarqué que le noyau prenait énergiquement la coloration par la safranine. Ces deux faits ont fixé notre attention et nous ont poussés à étudier les transformations que subit le noyau depuis le moment où la cellule-mère se différencie jusqu'au moment où le noyau se prépare à la première division; nous avons fait cette étude sur des pièces fixées par le mélange chlorure de platine, formol, acide acétique, et colorées par la safranine et le vert lumière.

Nous nous trouvons ici, évidemment, en face du phénomène observé par **Auerbach** (90 et 91) et appelé érythrophilie du noyau femelle. D'après cet auteur et bien d'autres d'ailleurs, il y aurait dans chaque noyau somatique deux substances chromatiques, l'une cyanophile, l'autre érythrophile. La substance cyanophile serait propre à l'élément mâle et la substance érythrophile serait l'apanage de l'élément femelle. Ces idées ont été combattues par **Strasburger** (92) et par **Rosen** (95); ce dernier considère la cyanophilie comme un caractère des noyaux des cellules en voie de division, riches en nucléine, l'érythrophilie serait propre aux noyaux situés en dehors des méristèmes et ayant perdu le pouvoir de se diviser. D'après ce que nous avons dit, il ressort que le noyau de la cellule-mère du sac embryonnaire est, selon nous, cyanophile, puisqu'il se colore par le lichtgrün, tandis que d'après **Auerbach** et **Rosen** (92) il serait érythrophile. Ce désacord n'est qu'apparent et disparait si l'on substitue aux termes *cyanophilie*, *érythrophilie*, tout à fait impropres d'ailleurs, les termes *acidophilie* et *basophilie* par exemple. Les matières colorantes bleues employées, vert de méthyle, vert d'iode, bleu de méthylène, hématoxyline, sont des

substances colorantes *basiques*, les matières colorantes rouges, fuchsine S, bordeaux R, etc., sont des matières colorantes acides ; nous voyons donc que dans les deux séries d'observations le noyau de la cellule-mère du sac embryonnaire, qui se colore soit en rouge par la fuchsine S, soit en vert par le vert lumière est toujours *acidophile*. A ce point de vue nos observations sont absolument concordantes avec celles de **Auerbach**, **Rosen**, etc. Mais nous ne sommes plus du tout d'accord, au contraire, avec **Rosen** quand il dit que l'érythrophilie serait particulière aux noyaux ayant perdu le pouvoir de se diviser. Le noyau de la cellule-mère du sac embryonnaire, érythrophile ou plutôt acidophile, ne peut évidemment être considéré comme un noyau ayant perdu le pouvoir de se diviser. L'opinion de **Rosen** nous semble donc aussi erronée que celle qui veut voir dans l'érythrophilie et la cyanophilie une relation avec la sexualité. D'ailleurs, comme nous allons le voir, on peut assister à la transformation d'un noyau érythrophile (acidophile) en un noyau cyanophile (basophile). Nous serions plutôt disposés à admettre avec **Strasburger** que les caractères érythrophile et cyanophile des différents noyaux dépendent de leurs conditions de nutrition.

La cellule-mère, au début de sa différenciation, alors qu'il est encore impossible de distinguer une structure quelconque dans le cytoplasme, retient plus fortement la coloration par la safranine que les cellules voisines ; le cytoplasme lui-même est coloré en rose. Cette affinité pour la safranine ne persiste pas longtemps. Bientôt, en effet, dès que la cellule a un peu augmenté de volume, le cytoplasme retient uniquement la matière colorante acide, la safranine se localisant uniquement sur le noyau, sauf sur le nucléole, qui, lui aussi, fixe le vert lumière. Bientôt la charpente nucléaire se laisse colorer à son tour par le réactif acide, à l'exception d'un certain nombre de points qui se colorent par la safranine. Cette charpente paraît alors parsemée d'un nombre plus ou moins grand de gouttelettes de chromatine safraninophile, qui tranchent par leur vive coloration rouge sur le fond vert de la charpente nucléaire (fig. 1, pl. XVIII). Ce stade correspond au début de la différenciation des filaments ergastoplasmiques ; à ce moment, ils ne sont pas

encore nettement caractérisés au point de vue microchimique, et se colorent encore par les réactifs acides.

En examinant des cellules-mères de plus en plus âgées, on assiste progressivement à la disparition de toute la substance safraninophile ; le moment où le noyau a perdu toute trace de cette substance coïncide avec le stade où il existe dans le cytoplasme des filaments ergastoplasmiques qui, comme nous l'avons vu, ont une affinité assez grande pour les matières colorantes basiques d'aniline, ou plutôt pour certaines matières colorantes basiques, puisqu'ils ne se colorent pas ou mal par la safranine (fig. 2, pl. XVIII). Il est impossible d'arguer qu'il s'agit ici d'un accident de préparation ; on ne saurait s'expliquer alors la constance avec laquelle nous avons remarqué ce phénomène, ni la coloration intense des noyaux des cellules nucellaires voisines par la safranine. Et d'ailleurs, si nous avions eu des doutes, ils eussent été rapidement levés par ce fait que, dans la même préparation, dans la même coupe, à côté des cellules telles que celle représentée dans la pl. XVIII, fig. 2, nous avons remarqué d'autres cellules-mères, soit en prophase, soit en pleine activité cinétique, dont la chromatine avait énergiquement fixé la substance tinctoriale basique. Mais cette question se pose tout de suite : comment le noyau de la cellule-mère va-t-il retrouver sa chromaticité perdue? En d'autres termes, quels sont les intermédiaires entre le stade représenté par la fig. 2, pl. XVIII et le stade représenté dans la fig. 4 de la même planche? Le stade de *déchromatisation* est d'assez longue durée ; mais, en examinant des cellules de plus en plus âgées, on finit par en rencontrer un certain nombre dont la charpente nucléaire, au lieu de présenter une coloration verte, brillante, présente au contraire une coloration violette. A l'aide des grossissements fournis par les objectifs à immersion homogène, on reconnaît bientôt que ce changement de teinte est dû à un grand nombre de gouttelettes chromatiques extrêmement ténues, colorées par la safranine. Ces gouttelettes paraissent s'être déposées autour des travées de la charpente nucléaire ; tout se passe donc comme s'il s'était formé un précipité de substance safraninophile autour des mailles du réseau nucléaire (fig. 3,

pl. XVIII). Bientôt ces dépôts augmentent en importance et en nombre, se fondent les uns dans les autres et donnent naissance à des sphérules assez volumineuses; le noyau prend alors cet aspect granuleux caractéristique qui indique une mitose prochaine. Ce stade est bientôt suivi par la formation du boyau chromatique; toutes les gouttelettes se fusionnent et il apparaît dans le caryoplasme un boyau tout d'abord très ténu et qui s'épaissit rapidement dans la suite (fig. 4, pl. XVIII). Une semblable déchromatisation du noyau se passe également dans l'œuf des Vertébrés pendant sa croissance.

Avec le moment de l'apparition de ce dépôt safraninophile sur les mailles du réseau nucléaire correspond celui de la disparition des formations ergastoplasmiques. Lorsque le boyau chromatique est constitué, toute différenciation du cytoplasme a disparu. Les formations filamenteuses que nous avons mises en évidence dans le cytoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire ne servent donc pas à l'édification du fuseau achromatique, nous dirons même que nous n'avons jamais pu assister chez *Fritillaria* à une genèse extranucléaire du fuseau achromatique; jamais nous n'avons rencontré de figures analogues à celles qui ont été représentées par certains auteurs, comme **Mottier** (97) et **Osterhout** (97) par exemple. Bien au contraire, nous avons fréquemment observé à l'intérieur du noyau, alors que la membrane nucléaire existait encore, ou bien très peu de temps après sa disparition (fig. 4, pl. XVIII), une striation très nette du *caryoplasme*, striation que nous avons considérée comme l'ébauche du fuseau achromatique. On pourrait évidemment nous objecter que les deux images peuvent se superposer, que l'on peut avoir, à la suite de cette formation intranucléaire du fuseau, une formation extranucléaire qui vient renforcer la première. Mais nous ferons remarquer que les auteurs voient les premières formations fusoriales apparaître dans le cytoplasme bien avant la disparition de la membrane nucléaire, avant même la formation du boyau chromatique; elles devraient donc déjà exister au moment où nous voyons apparaître les fibrilles intranucléaires. Mais, hâtons-nous de le dire, nous ne voulons infirmer en rien les résultats de **Mottier** (97), **Osterhout**

(97), etc. Si nous avions eu quelques doutes, ils eussent rapidement disparu devant les superbes préparations que nous a montrées M. le professeur **Guignard**, préparations dans lesquelles on assistait à la genèse extranucléaire du fuseau achromatique. Nous dirons en outre que, nous aussi, avons réussi à mettre en évidence de semblables figures chez *Allium*, dans les cellules-mères des grains de pollen. Nous pensons donc que l'origine extranucléaire du fuseau achromatique n'est pas un fait général et que, suivant les types étudiés, on peut rencontrer l'un ou l'autre mode de formation.

Nous n'insisterons pas davantage sur ce point, que nous n'avons étudié qu'incidemment et sur lequel nous nous proposons de revenir dans la suite.

Chez *Tulipa*, le mode de formation des filaments ergastoplasmiques est exactement le même que celui que nous avons rencontré chez *Lilium* et *Fritillaria*; l'apparition des filaments ergastoplasmiques nous a cependant paru moins précoce. L'orientation et le groupement de ces différenciations cytoplasmiques varient un peu dans l'une et l'autre espèce. Comme nous avons déjà eu l'occasion de le faire remarquer, chez *Tulipa*, la forme allongée et étroite de la cellule-mère du sac embryonnaire ne permet pas la disposition radiaire des filaments ergastoplasmiques aux environs de l'équateur de la cellule. Dès le principe, les filaments sont déjà localisés au niveau des pôles du noyau. En général, ils sont orientés perpendiculairement au grand axe de la cellule et conservent fort longtemps cette disposition, quelquefois même jusqu'au moment de leur dégénérescence; fréquemment aussi, nous les avons vus se disposer non pas perpendiculairement, mais tangentiellement à la surface du noyau, comme nous l'avons représenté dans la fig. 5, pl. XVII.

Dans leur évolution, les filaments dégénèrent quelquefois *in situ*; mais, le plus souvent, ils se groupent en plusieurs faisceaux distincts qui dégénèrent ensuite. Les filaments qui semblaient être tangents à la surface du noyau (fig. 5) émigrent aux deux pôles de ce dernier où ils forment des corps paranucléaires, ayant quelquefois un aspect stratifié (fig. 6, pl. XVII), d'autres

fois un aspect homogène. Chez *Tulipa*, les filaments ne se groupent pas en de nombreux faisceaux; jamais nous n'avons pu assister qu'à la formation de deux corps paranucléaires très longtemps visibles, mais qui, néanmoins, ne nous ont pas paru subsister pendant la mitose.

Dans la planche XVIII on peut remarquer, au bas de la figure 7, au pôle inférieur du noyau, un amas de granulations colorées par la safranine. Ces granulations sont évidemment de même nature que les productions ergastoplasmiques. Devons-nous les considérer comme un mode de dégénérescence des corps paranucléaires ou comme une phase de leur formation? Nous pouvons remarquer que le cytoplasme entourant ces granulations safraninophiles est lui-même légèrement coloré par la safranine, comme si la substance qui constitue ces granulations avait diffusé dans le cytoplasme. D'autre part, nous avons rencontré des cellules dans lesquelles on assistait à la gélification de plus en plus prononcée de ces amas granuleux. Nous pensons donc que cette figure représente une phase de la dégénérescence des formations filamenteuses, et que cette régression se réalise à la suite d'une modification directe des filaments et non point à la suite de la fragmentation de corps paranucléaires. Cette opinion est d'ailleurs corroborée par ce fait qu'il n'est pas rare de rencontrer, à l'intérieur des amas granuleux en question, des bâtonnets peu distincts réduits à une série de granulations.

Ici, comme chez *Lilium* et *Fritillaria*, toute différenciation du cytoplasme a disparu quand le noyau entre en division; mais ces différenciations persistent néanmoins plus longtemps chez *Tulipa* que dans les deux genres étudiés en premier lieu. D'après ce que nous venons de voir, l'évolution des formations ergastoplasmiques est à peu près identique dans ces trois genres : même origine aux dépens du réseau cytoplasmique, mêmes réactions colorantes (affinité pour les matières colorantes basiques), mêmes transformations régressives. Dans leur involution les formations filamenteuses ont bien, dans chaque type étudié, une manière d'être qui leur est propre; mais il n'y a là que des différences de détail, et, dans leur ensemble, les processus sont essentiellement les mêmes.

Nous avons vu les modifications de chromaticité qui se passent dans le noyau de la cellule-mère du sac embryonnaire chez *Fritillaria*. Nous avons pu observer les mêmes phénomènes chez *Lilium* et *Tulipa*, mais les procédés de fixation employés pour ces pièces ne nous ont pas permis d'en faire l'étude détaillée à ce point de vue.

Dans le tableau ci-dessous nous allons résumer, d'une part l'évolution des formations ergastoplasmiques, et d'autre part les réactions microchimiques de ces formations. Nous placerons en regard les modifications que subit le noyau pendant les stades correspondants de l'évolution de la cellule-mère.

ERGASTOPLASME —	AFFINITÉ POUR LES MATIÈRES COLORANTES —	NOYAU —
1°. — Épaississement des fibrilles du réseau cytoplasmique, principalement de celles qui entourent immédiatement la périphérie du noyau.	Ces fibrilles se colorent par les colorants acides, tels que l'orange, la fuchsine, etc.	La substance safraninophile du noyau se réunit en gouttelettes sur la charpente chromatique.
2°. — Individualisation et bouleversement de ces fibrilles qui se répandent sans ordre dans le cytoplasme; augmentation notable de leur diamètre.	Les filaments commencent à montrer une certaine affinité pour les matières colorantes basiques. (thionine, hématoxyline ferrique).	La substance safraninophile du noyau continue à diminuer d'importance, les gouttelettes deviennent de plus en plus rares.
3°. — Disposition des filaments autour du noyau, souvent en sens radiaire; leur volume s'est encore accru, ils offrent l'aspect de bâtonnets trapus et très colorés.	Les filaments sont nettement basophiles et se colorent surtout très intensément par la thionine et l'hématoxyline ferrique.	Le noyau, après coloration par la méthode de Benda, prend uniquement le vert lumière.
4°. — Émigration des bâtonnets aux deux pôles du noyau.		
5°. — Ils perdent leur disposition radiaire et se groupent en amas irréguliers plus ou moins nombreux. Ce processus débute par le groupe de filaments situé en regard du pôle inférieur du noyau.	Les bâtonnets se colorent toujours énergiquement par les matières colorantes basiques.	Le noyau est acidophile; il se colore uniquement par le vert lumière.
6°. — Les groupes de bâtonnets subissent des	Les corps ou corpuscules aranucléaires se colorent	

modifications profondes qui consistent en une sorte de gélification de leur substance; il en résulte la formation de corps paranucléaires ou de corpuscules paranucléaires. Ils peuvent aussi disparaître directement sans formation de corps ou de corpuscules paranucléaires.	fortement par l'hématoxyline ferrique.	
	L'affinité des corps ou corpuscules paranucléaires pour les matières colorantes basiques disparaît; ces corps prennent une teinte brune faible sous l'influence de l'acide osmique.	La substance chromatique, safraninophile, réapparaît sous forme de fines granulations qui se déposent sur la charpente nucléaire.
7°. — Tous ces processus se passent au cours du développement de la cellule-mère du sac embryonnaire, depuis le début de ce développement jusqu'aux premières manifestations de son activité cinétique. Quand le noyau entre en prophase, en général, toute espèce de différenciation morphologique du cytoplasme a disparu.		Formation du boyau chromatique qui se colore par la safranine.
		Le noyau entre en prophase.

Considérations générales.

Telles sont les conclusions qui se dégagent des observations que nous avons faites chez les Liliacées, pendant le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire. La question suivante se pose naturellement à l'esprit : étant donnés la genèse, l'évolution, les réactions colorantes particulières de ces formations ergastoplasmiques, les phénomènes concomitants dont le noyau est le siège, il est certain qu'ils jouent un rôle important pendant une période bien déterminée du développement de la cellule-mère. Quel peut bien être ce rôle?

Avant de répondre à cette question, cherchons à nous rendre compte de la signification biologique de la cellule-mère pendant les différentes phases de son évolution. Il est hors de conteste que

cette cellule est essentiellement reproductrice. A la suite d'une série de bipartitions successives, un des noyaux-filles du noyau de la cellule-mère sera fécondé par le boyau pollinique et deviendra le support des propriétés héréditaires léguées par les générateurs.

Mais cette cellule n'est pas immédiatement apte à la fécondation ; il faut qu'elle se prépare à ce phénomène par une série de mitoses. De plus, ces mitoses n'apparaissent qu'à la suite d'un accroissement considérable de la substance protoplasmique. Entre le stade où elle se distingue à peine par son volume des cellules nucellaires voisines et le stade où elle va entrer en prophase, elle a eu le temps de décupler de volume. Une période de nutrition suractive précède la période de multiplication cinétique. Pour des raisons que nous exposerons plus loin, la cellule fabrique et accumule, pendant la première partie de son évolution, des substances deutoplasmiques qu'elle utilisera dans la suite pendant l'activité mécanique de la caryocinèse. Elle fabrique ces substances par le fait de transformations chimiques analogues sans doute à celles qui se passent dans les glandes, de telle sorte que, par le sens de son activité et par le produit de cette activité, la cellule-mère est semblable à une glande monocellulaire qui emmagasine, au lieu de le déverser périodiquement au dehors, son produit de sécrétion. Nous allons essayer de montrer que ce produit est le résultat de l'activité particulière du protoplasme différencié que nous avons appelé ergastoplasme, en étudiant ce qui se passe dans les cellules glandulaires ordinaires et en comparant à ces processus les phénomènes qui ont fait l'objet de cette étude.

Dans la plupart des cellules glandulaires, les auteurs ont retrouvé des formations qui peuvent être assimilées à celles que nous avons décrites dans la cellule-mère du sac embryonnaire. **Platner** (89), **Macallum** (91), **Ver Eecke** (95), **Eberth** et **Müller** (92) surtout ont vu, dans les cellules pancréatiques, que certains filaments de la charpente protoplasmique pouvaient s'épaissir, s'individualiser et s'agglutiner en amas plus ou moins volumineux. En outre, ils ont observé des corps paranucléaires fortement colorés par les réactifs basiques et composés essentiellement d'une sorte de filament enroulé en ressort de montre.

Henneguy (96) a fait des remarques analogues dans le pancréas de la Salamandre et dans les cellules hépatiques de l'Écrevisse. Schniewind-Thies (97) a figuré dans les cellules des Nectaires des filaments qui se détachent nettement sur le cytoplasme et qu'on peut rapprocher, semble-t-il, de nos formations ergastoplasmiques, bien que l'auteur n'appelle, en aucune manière, l'attention sur ce sujet. Dans les cellules des glandes salivaires, Solger (96) et Garnier (97) ont retrouvé, dans la partie périphérique de ces éléments, des filaments particuliers que Solger (96) a désignés sous le nom de *filaments basaux*. — Le reproche général que l'on peut adresser à la plupart de ces auteurs, c'est qu'ils n'ont pas suffisamment cherché à sérier leurs observations, à étudier la genèse de ces différenciations cytoplasmiques, leur évolution et leurs rapports avec les phénomènes sécrétoires. Les recherches de Garnier (97) ont été plus complètes à ce sujet, et c'est précisément sur ces recherches que nous nous appuierons pour établir un parallèle entre les formations filamenteuses que l'on observe dans les glandes et celles que nous avons décrites dans cette étude.

Ch. Garnier (97) a vu dans la sous-maxillaire de l'Homme des filaments flexueux dont les extrémités se continuent avec le réseau cytoplasmique. Ces filaments s'agencent de diverses façons, tantôt en faisceaux compacts, tantôt en un fin chevelu irrégulier. Ils sont toujours situés au voisinage du noyau, et présentent cette particularité remarquable d'offrir une grande affinité pour les réactifs nucléaires. Enfin, dans ces cellules, Garnier (97) a rencontré souvent des corps paranucléaires, chromatiques, autour desquels peuvent s'enrouler les filaments réunis en faisceaux. C'est dans les cellules en pleine activité sécrétoire que l'on rencontre le plus abondamment ces différenciations ergastoplasmiques :

« La cellule renferme alors peu ou pas de grains de sécrétion et, règle générale, qu'il s'agisse d'une cellule à un seul ou à plusieurs noyaux, on trouvera les filaments basaux d'autant plus abondants et d'autant plus basophiles, qu'il y aura moins de granula dans le protoplasme. Les filaments basaux se rencontrent donc, ainsi que l'avait déjà entrevu Solger (96), sur-

tout dans les cellules vides de leur produit de sécrétion, c'est-à-dire après la phase d'excrétion cellulaire. Les noyaux, à ce moment, subissent des modifications dans leur forme et leur coloration; aussi, lorsque les filaments basaux sont en grand nombre dans une cellule, remarque-t-on presque toujours un certain degré de chromatolyse nucléaire.

« Lorsque la cellule séreuse est bourrée de zymogène, le nombre de filaments chromatiques diminue, en même temps que leur basophilie, et, dans certains acini, dont les éléments sont remplis de produit de sécrétion, on n'arrive qu'avec peine à trouver, à leur place habituelle, de rares filaments qui ont complètement perdu toute affinité pour les colorants basiques; leur extrémité centrale se perd entre les grains de préferment, tandis que leur partie basale, par suite du tassement résultant de l'agglomération de granula dans la cellule, se fond avec les voisines pour former une zone presque homogène. »

Et plus loin :

« Plus la glande sera activée, plus elle aura à fabriquer de granules pour subvenir aux frais de la sécrétion, entendue au sens physiologique ordinaire, plus il y aura de filaments apparents au sein du protoplasma basal (fig. 10 et 12); tandis que, dans une cellule qui va ou qui vient d'excréter son zymogène, on ne distinguera que peu ou pas de filaments, et la zone basale, presque homogène, n'apparaîtra, la plupart du temps, qu'avec une striation peu marquée (fig. 11). »

Les faits décrits par **Ch. Garnier** (97) peuvent être résumés de la façon suivante :

1° Les filaments ergastoplasmiques sont une différenciation du réticulum cytoplasmique.

2° Dans les cellules dont l'activité glandulaire est ralentie ou même épuisée, les filaments ergastoplasmiques sont peu nombreux, peu distincts, et se colorent par les réactifs acidophiles.

3° Dans les cellules en plein travail sécrétoire, ils sont très abondants, très nets, et sont surtout caractérisés par leur basophilie très prononcée.

4° Pendant cette dernière période, les noyaux offrent un certain degré de chromatolyse.

Comme on peut le voir dès à présent, les formations filamenteuses décrites par les auteurs dans les glandes et celles que nous avons observées dans la cellule-mère du sac embryonnaire présentent des caractères singulièrement semblables. Nous allons essayer d'établir cette comparaison en nous plaçant successivement : 1° au point de vue de la morphologie de ces filaments; 2° au point de vue des rapports qui existent entre les différentes phases de leur évolution et les différentes phases de la sécrétion.

Examinons en premier lieu les caractères morphologiques qu'ils offrent dans les cellules glandulaires et dans la cellule-mère. Dans les deux espèces de cellules ils représentent une différenciation du réticulum cytoplasmique. **Garnier** (97) a vu ces filaments se continuer avec le réticulum cytoplasmique de la cellule glandulaire. Dans la cellule-mère, nous avons assisté à la différenciation, à l'épaississement, puis à l'individualisation des fibrilles du réticulum cytoplasmique sous la forme de bâtonnets isolés. Sitôt nettement différenciés, nous les voyons offrir une disposition identique dans les deux sortes d'éléments, se disposer en pinceaux de filaments juxtaposés les uns à côté des autres et de plus se localiser au voisinage du noyau. Dans les cellules glandulaires qui possèdent une polarité bien nette, c'est-à-dire dont le travail physiologique marche de la base vers la région centrale, ces formations ergastoplasmiques sont toujours situées dans la partie basale de la cellule. On conçoit facilement qu'il n'en soit pas de même dans la cellule-mère où les faisceaux de filaments peuvent occuper toutes les situations autour du noyau. D'autre part, l'ergastoplasme des glandes et celui de la cellule-mère présentent les mêmes réactions vis-à-vis des réactifs colorants. Comme nous le verrons plus loin, il se colore successivement par les réactifs acides et par les réactifs basiques.

Plaçons-nous maintenant au point de vue physiologique et essayons de comparer, dans les deux espèces de cellules, les relations qui existent entre les différents aspects offerts par l'ergastoplasme pendant son évolution et les différents stades de la sécrétion. Nous rappellerons que, dans toute cellule glandu-

laire, nous assistons successivement : 1° à une phase d'activité pendant laquelle le produit de sécrétion prend naissance en quantité de plus en plus grande; 2° à une phase d'activité fonctionnelle très ralentie; le matériel fabriqué s'est accumulé en grande abondance dans le corps cellulaire qui a épuisé, pour ainsi dire, sa puissance actuelle de sécrétion; le produit de sécrétion ne tarde pas à être expulsé au dehors et la cellule repasse à nouveau par les mêmes phases. De même, pendant l'évolution prémitotique de la cellule-mère du sac embryonnaire, on peut distinguer schématiquement plusieurs phases :

1° Une phase d'augmentation considérable de volume avec fabrication de substances deutoplasmiques; 2° une phase qui précède immédiatement la mitose et pendant laquelle la cellule, parvenue à son maximum de développement, cesse d'élaborer et de s'accroître.

Somme toute, dans les deux espèces de cellules, nous observons successivement une période de travail sécrétoire très actif et une période d'activité très ralentie, sinon nulle. Seulement, dans la cellule-mère du sac embryonnaire, les périodes sont infiniment plus longues que dans la cellule glandulaire typique où elles se suivent très rapidement les unes les autres. Aussi est-ce pour ce motif que l'étude de l'ergastoplasme, dont l'évolution marche parallèlement avec la fabrication des matériaux deutoplasmiques, y est infiniment plus instructive que dans la cellule glandulaire ordinaire.

Il est en effet digne de remarque que les différentes périodes de la sécrétion peuvent être caractérisées par la manière d'être de l'organe ergastoplasmique, et cette manière d'être est essentiellement la même dans les deux espèces de cellules que nous nous proposons de comparer à ce point de vue.

Dans la cellule glandulaire arrivée au stade de repos cellulaire et qui, par conséquent, se trouve à la fin de la sécrétion ou au moment de l'excrétion cellulaire, on remarque dans la partie périphérique de cet élément de rares filaments à peine visibles, qui se fondent les uns avec les autres de manière à former à ce niveau une zone presque homogène. De plus, ils présentent ce caractère particulier de se colorer exclusivement

par les réactifs acides, comme l'orange, l'éosine, le vert lumière.

De même, dans le stade qui précède le développement rapide de la cellule-mère, le réticulum cytoplasmique est peu visible et offre, lui aussi, des réactions acidophiles.

Dans la cellule glandulaire en plein travail sécrétoire, c'est-à-dire dans les éléments à protoplasme homogène ou á protoplasme dans lequel commencent à apparaître un certain nombre de fines granulations de préferment, les filaments basaux existent en grande abondance. Ils sont nets, volumineux, entourent étroitement le noyau, et se colorent par les réactifs basiques d'aniline. En même temps, on remarque des modifications profondes dans la manière d'être du noyau, qui offre presque toujours un certain degré de chromatolyse nucléaire.

Dans la cellule-mère en voie d'accroissement et en pleine période d'élaboration chimique, les phénomènes que l'on observe à l'endroit de l'ergastoplasme sont infiniment plus complexes, mais, somme toute, exactement comparables à ceux que nous venons d'indiquer dans la cellule glandulaire. L'épaississement des fibrilles cytoplasmiques, leur disposition concentrique autour du noyau, parallèlement, puis perpendiculairement à sa surface, leur basophilie de plus en plus prononcée, les phénomènes de déchromatisation dont le noyau est le siège, sont autant de processus tout à fait superposables à ceux qu'a décrits sommairement Ch. Garnier (96) dans les éléments glandulaires.

Bien plus, un autre caractère essentiel va rendre plus étroit encore le rapprochement que nous cherchons à établir. Dans la cellule-mère toutes ces différenciations cytoplasmiques disparaissent quand le noyau commence à montrer les premiers mouvements de la prophase. Autrement dit, le travail d'élaboration chimique précède toujours le travail mitotique; ces deux processus ne sont jamais contemporains. — De même, dans les cellules glandulaires, on ne voit jamais de figures de division mitotique dans des éléments en plein travail sécrétoire; on les rencontre toujours, au contraire, dans les cellules qui ont épuisé leur métabolisme chimique, soit lorsqu'elles sont bourrées de zymogène, soit immédiatement après l'expulsion de ce zymo-

gène. Il s'agit là, comme nous l'a fait observer M. **Prenant**, d'une loi biologique générale, à savoir que l'activité d'une cellule ne peut être orientée simultanément dans deux directions ; autrement dit, l'orientation du déterminisme cellulaire, à un moment donné, est toujours univoque ; une cellule qui sécrète ne mitose jamais, une cellule qui mitose ne sécrète jamais. Les observations de **Sobotta** (97) et celles de l'un de nous (98) sur les éléments glandulaires du corps jaune, où l'on peut observer un certain nombre de figures caryocinétiques, nous ont paru tout d'abord devoir être considérées comme une exception à cette règle. Nous sommes revenus maintenant sur notre première manière de voir, parce que l'étude cytologique de ces éléments a été insuffisante, et que, par conséquent, il a été impossible de préciser le stade de l'activité sécrétoire où ils se trouvaient.

Nous résumons, dans le tableau suivant, pour les comparer nettement les uns avec les autres, les principaux caractères offerts par l'ergastoplasme dans les cellules glandulaires, au cours du cycle sécrétoire et par la cellule-mère pendant la période prémitotique de son évolution.

CELLULE GLANDULAIRE.	CELLULE-MÈRE DU SAC.
1re période. — Ralentissement ou arrêt de l'activité sécrétoire :	*1re période.* — La cellule-mère se distingue à peine des cellules nucellaires voisines :
Filaments peu visibles, peu nombreux, se colorant par les réactifs du cytoplasme.	Filaments peu visibles, semblables aux filaments cytoplasmiques ordinaires, se colorant par les réactifs du cytoplasme.
2e période. — Activité sécrétoire :	*2e période.* — Accumulation du deutoplasme.
Augmentation du volume des filaments.	Augmentation du volume des filaments.
Disposition autour du noyau.	Orientation autour du noyau : parallèles puis perpendiculaires à sa surface, en général.
Coloration par les réactifs nucléaires.	Coloration par les réactifs nucléaires.
Chromatolyse partielle du noyau.	Déchromatisation du noyau.

Comme on le voit d'après l'exposé et le tableau ci-dessus, les formations ergastoplasmiques dans la cellule glandulaire et dans la cellule-mère présentent des caractères tout à fait superposables. Au premier abord, il peut paraître singulier de rencontrer une telle homologie dans des éléments si dissem-

blables et relégués, pour ainsi dire, aux extrêmes confins de la hiérarchie des êtres vivants. Cependant, comme nous l'avons fait remarquer, ces éléments se trouvent, du moins pendant une certaine période du développement de la cellule-mère, dans les mêmes conditions biologiques. Il n'est donc pas étonnant d'y trouver la même disposition morphologique essentielle. Dans la cellule glandulaire, si hautement différenciée au point de vue fonctionnel, on peut être certain que l'ergastoplasme participe d'une manière active à l'élaboration du produit de sécrétion, puisque cet ergastoplasme s'y rencontre constamment et devient une caractéristique glandulaire aussi bien que le produit de sécrétion. Par homologie, nous avons été amenés à considérer les filaments de la cellule-mère comme un *protoplasme supérieur* suivant l'expression de M. **Prenant**, en rapport avec l'élaboration du matériel deutoplasmique. Mais jamais nous n'avons pu assister à la genèse de ce deutoplasme et nous ne pouvons décider s'il est un produit de la transformation substantielle des filaments ou s'il est le résultat d'une élaboration chimique dont ces même filaments seraient les facteurs.

Ce qui donne un important appui à l'interprétation que nous proposons à l'endroit de ces filaments ergastoplasmiques, c'est l'étude ultérieure et encore inachevée que nous avons faite (98) sur l'oocyte d'un Échinoderme, l'*Asterina gibbosa* Forb., aux différentes périodes de son évolution. Dans cet élément, nous avons retrouvé, avec la plus grande netteté, les mêmes formations avec la même origine, la même disposition, les mêmes réactions vis-à-vis des réactifs colorants, la même évolution et la même involution, avec les mêmes caractères pendant les périodes correspondantes du développement cellulaire. Nous en avons conclu à la présence générale très probable de l'ergastoplasme dans tous les éléments, quels qu'ils soient, qui fabriquent et accumulent des matériaux deutoplasmiques de réserve. Jusqu'ici, la caractéristique essentielle de tout élément glandulaire avait été cherchée dans son produit de fabrication, qui se manifeste le plus souvent sous la forme de granula; nous pensons avoir contribué à mettre en évidence quelque chose du mécanisme destiné à l'élaboration de ce produit.

Index bibliographique.

90. AUERBACH, L. — Ueber zweierlei chromatophile Kernsubstanzen. *Sitz. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin*, 1890.

91. AUERBACH, L. — Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz, u. s. w. *Sitzb. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.*

94. BELAJEFF. — Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. *Flora*, Bd. LXXIX, 1894.

97. BOUIN, P. — Étude sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère. *Arch. d'Anat. mic.*, t. I, fasc. 2, p. 229.

98. BOUIN, P. — Figures caryocinétiques dans les cellules des corps jaunes de l'ovaire du Cobaye. *Compt. rend. Soc. de biol.*, février 1898.

— BOUIN, M. et P. — Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. *Bibl. anat.*, 1898, n° 1.

— BOUIN, M. et P. — Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'*Asterina gibbosa* Forb. *Bibl. anat.*, 1898, n° 2.

95. DIXON. — On the Centrosomes of *Lilium longiflorum. Proceedings of the Royal Irish Acad.*, 3e série, v. 10, n° 4, p. 716.

92. EBERTH und MÜLLER. — Untersuchungen über das Pankreas. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LIII, 1892.

95. FARMER. — Ueber Kerntheilung in *Lilium*-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. *Flora*, Bd. LXXX, 1895.

97. GARNIER, CH. — Les « filaments basaux » des cellules glandulaires. *Bibl. anat.*, n° 6, 1897.

91. GUIGNARD. — Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes observés chez les plantes et chez les animaux. *Ann. des sc. nat., bot.*, 7e série, t. XIV, p. 184, 1891.

96. HENNEGUY. — Leçons sur la cellule. Georges Carré, Paris, 1896, p. 155.

97. JUEL. — Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, Bd. XXX, p. 205, 1897.

91. MACALLUM. — Contributions to the morphology and physiology of the Cell. *Transactions of the Canadian Institute*, 1891.

97. MOTTIER. — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXX, p. 125, 1897.

97. MOTTIER. — Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXX, p. 169, 1897.

97. OSTERHOUT, W.-J.-V. — Ueber Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum. Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXX, p. 156, 1897.

89. PLATNER. — Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pancreas. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIII. 1889.

92. ROSEN, F. — Ueber tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und d. Sexualkerne. — *Cohn's Beiträge z. Biol. d. Pflanzen.*, Bd. V, 1892.

95. ROSEN, F. — Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. — *Cohn's Beiträge z. Biol. d. Pflanzen*, Bd. VII, p. 225-312, 3 pl., 1895.

97. SCHNIEWIND-THIES. — Beiträge zur Kenntniss der Septalnectarien. G. Fischer, Iéna, 1897.

97. SOBOTTA. — Ueber die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen. *Anat. Hefte*, Bd. XXVI, 1897.

96. SOLGER. — Zur Kenntniss der secernierenden Zellen der Gland. submaxill. des Menschen. *Anat. Anz.*, Bd. IX, nos 13 et 14.

95. STRASBURGER. — Karyokinetische Probleme. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXVIII, 1895.

95. Ver Eecke. — Modifications de la cellule pancréatique pendant la sécrétion. *Arch. de biol.*, t. XIII, 1893.

87. Went. — Beobachtungen über Kern-u. Zelltheilung. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, 1887.

Explication des planches.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire de Abbe, et projetées sur la table de travail.

Planche XVII.

Fig. I. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le liquide de Flemming, coloration à la safranine et au lichtgrün. Début de la différenciation de la cellule-mère du sac embryonnaire. On aperçoit déjà un épaississement des mailles du réseau cytoplasmique. — Reichert, objectif 1/12, oc. 2.

Fig. 2. — *Lilium candidum.* — Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le lichtgrün. La cellule-mère du sac embryonnaire présente des formations filamenteuses, orientées à peu près concentriquement par rapport au noyau, et colorées par la safranine. On peut encore apercevoir les anastomoses tranversales. — Leitz, objectif 1/10, oc. 3.

Fig. 3. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le liquide de Flemming. Coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Les formations filamenteuses se sont rassemblées en plusieurs groupes autour du noyau. — Reichert, objectif 1/12, oc. 2.

Fig. 4. — *Lilium candidum.* — Fixation par le liquide de Flemming, coloration par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Disposition des filaments en sens radiaire autour du noyau, ceux de la base sont orientés perpendiculairement au grand axe de la cellule et paraissent être au début de la gélification. — Leitz, objectif 1/10, oc. 3.

Fig. 5. — *Lilium candidum.* — Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par l'hématoxyline ferrique et l'érythrosine. Les filaments ont émigré aux deux pôles du noyau. Ceux de la base sont presque entièrement gélifiés. — Leitz, objectif 1/10, oc. 2.

Fig. 6. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le formol platinique. Coloration par l'hématoxyline ferrique et la fuchsine S. Les formations filamenteuses fortement colorables par l'hématoxyline ferrique ont disparu ; il ne reste plus que des corpuscules arrondis peu colorables. On en rencontre un grand nombre dans les autres coupes intéressant cette même cellule. — Leitz, objectif 1/10, oc. 3.

PLANCHE XVIII.

FIG. 1. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le formol platinique. Coloration par la safranine et le lichtgrün; sac embryonnaire au début de la différenciation. La chromatine s'est rassemblée en granulations vivement colorées par la safranine; la charpente nucléaire, au contraire, s'est colorée par le vert lumière. — Reichert, objectif 1/12, oc. 2.

FIG. 2. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le formol platinique, coloration par la safranine et le lichtgrün. Tous les éléments safraninophiles du noyau ont disparu. La charpente du noyau du sac embryonnaire apparaît vivement colorée en vert par le lichtgrün. Les noyaux des cellules nucléaires voisines apparaissent au contraire colorés par la safranine. — Leitz, objectif 1/10, oc. 2.

FIG. 3. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le formol platinique. Coloration par la safranine et le lichtgrün. Des granulations safraninophiles apparaissent sur les mailles de la charpente nucléaire; toute différenciation du cytoplasme a disparu. — Reichert, objectif 1/12, oc. 2.

FIG. 4. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le formol platinique, coloration par la safranine et le lichtgrün. Sac embryonnaire à deux noyaux. Formation du boyau chromatique. On aperçoit à l'intérieur du noyau, qui possède encore sa membrane, une striation qui semble une ébauche du fuseau. — Leitz, objectif 1/10, oc. 2.

FIG. 5. — *Tulipa gesneriana.* — Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le lichtgrün. Les formations filamenteuses se sont groupées autour du noyau. — Reichert, objectif 1/12, oc. 1.

FIG. 6. — *Tulipa sylvestris.* — Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par l'hématoxyline ferrique et la fuchsine S. Nous avons représenté en rouge les parties colorées par l'hématoxyline et en vert les parties qui avaient retenu le colorant acide. On remarque la présence de corps paranucléaires. — Reichert, objectif 1/12, oc. 1.

FIG. 7. — *Tulipa sylvestris.* — Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le lichtgrün. Au pôle supérieur de la cellule on remarque un corps paranucléaire. Au pôle inférieur du noyau on remarque un amas de très fines granulations safraninophiles qui paraissent en voie de gélification et provient sans doute de la transformation des formations filamenteuses. — Leitz, objectif 1/10, oc. 2.

FIG. 8. — *Fritillaria imperialis.* — Fixation par le formol platinique. Coloration par la safranine et le vert lumière. Formation de corpuscules paranucléaires. La coupe passe en dehors du noyau. — Reichert, objectif 1/12, oc. 2.

LE DÉVELOPPEMENT DU POLLEN

ET

LA RÉDUCTION CHROMATIQUE

DANS LE

NAIAS MAJOR

Par L. GUIGNARD

PLANCHES XIX ET XX.

Les nombreuses observations dont le développement du pollen a été l'objet dans ces dernières années, même chez les plantes en apparence les plus favorables à cette étude, n'ont pas encore donné des résultats concordants sur l'un des points les plus discutés de ce développement. Je veux parler de la réduction chromatique dans les noyaux sexuels, considérée au point de vue de la façon dont elle s'effectue et dans ses rapports avec les théories de **Weismann**. Sur cette question, les botanistes ne sont pas plus d'accord que les zoologistes.

Pour ne citer, en effet, que les recherches les plus récentes, les conclusions que **Belajeff** [1] a tirées de ses observations sur l'*Iris* sont toutes différentes de celles que **Strasburger** et **Mottier** [2] ont énoncées dans leur dernier travail sur le *Lilium*. D'autre part, les résultats que cette dernière plante m'a fournis, il y a plus de deux ans, et que j'ai vérifiés depuis, sans toutefois les publier, ne concordent pas non plus avec ceux des observateurs du laboratoire de Bonn, mais sont conformes, à certains égards, à ceux du professeur de Varsovie.

1. W.-J. BELAJEFF, Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes (Vorläufige Mittheilung) (*Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch.*, mars 1898).
2. *Cytolog. Studien aus dem Bonner Bot. Institut*, 1897.

Tout en répétant mes observations sur les noyaux polliniques de diverses espèces de *Lilium*, dans le but de les exposer plus tard en même temps que les phénomènes comparables qui se passent dans le sac embryonnaire, j'ai cherché à les confirmer par l'examen d'autres espèces, ce qui m'a conduit à trouver dans le *Naias major* All. un exemple d'un intérêt spécial aux divers points de vue que comporte cette étude. Je me propose donc de faire connaître ici le développement du pollen dans cette plante aquatique, à partir de la formation des cellules-mères primordiales de l'anthère jusqu'après celle des cellules génératrices qui dérivent du grain de pollen.

Le *Naias major* a des fleurs unisexuées dioïques. La fleur mâle, réduite à une seule étamine, est pourvue de deux enveloppes en forme de tube, dont l'interne est concrescente presque jusqu'au sommet avec l'anthère sessile. Celle-ci renferme, sous une mince paroi, quatre sacs polliniques.

Pour en fixer le contenu, j'ai employé de préférence, après des essais variés, le liquide de Flemming, qui donne les meilleurs résultats, surtout pour l'étude du cytoplasme et des parties achromatiques des figures de division [1].

Des solutions aqueuses renfermant soit 1 p. 100 d'acide picrique et 0,50 d'acide chromique, soit 1 p. 100 de sublimé et 2 p. 100 d'acide acétique, soit encore 0,50 pour 100 d'acide chromique et de perchlorure de fer, ont servi de terme de comparaison. L'alcool fort lui-même m'a parfois donné des résultats très satisfaisants pour la fixation des éléments chromatiques durant les premières phases de la division.

Les préparations ont été colorées, soit directement après l'action des agents fixateurs, soit après les manipulations nécessitées par l'inclusion dans la paraffine, par la méthode de Flemming (safranine, violet, orange), ou par celle de Heidenhain, ou encore par un mélange approprié de vert de méthyle, de fuchsine acide et d'orange.

1. L'eau oxygénée, privée d'acide sulfurique, permet de décolorer les matériaux noircis par suite de la réduction de l'acide osmique, sans altérer le contenu cellulaire, quand on la fait agir avec précaution. Ce procédé, qui ne paraît pas encore très employé, mérite l'attention des cytologistes.

I

Formation et multiplication des cellules-mères primordiales.

On sait que, d'une façon générale, les cellules-mères primordiales de l'anthère ont une origine sous-épidermique. Dans le *Naias*, elles arrivent, par des divisions répétées, à former un massif arrondi sur la section transversale dans chaque sac pollinique. Leur multiplication se poursuit jusqu'à ce que l'anthère atteigne environ 1 millimètre 1/2 de longueur. Elles correspondent aux spermatogonies de la glande sexuelle mâle des animaux.

Pendant cette phase, on trouve ordinairement, sur une même coupe transversale de l'anthère, des noyaux à tous les stades de la division. Le premier phénomène apparent consiste, comme à l'ordinaire, dans la contraction et l'épaississement du filament nucléaire, dont le substratum de linine n'offre d'abord qu'une seule file de granulations chromatiques (pl. XIX, fig. 1). A cette file unique succède une double série de granulations, que l'on ne distingue avec netteté qu'au moment où les segments chromatiques se montrent libres dans la cavité nucléaire (fig. 2). Il est probable que le dédoublement longitudinal se produit ici, comme dans d'autres cas, avant la segmentation. La juxtaposition fréquente de plusieurs segments par leurs bouts, entre lesquels on voit souvent un très petit fil achromatique, donne à penser qu'ils dérivent d'un filament nucléaire primitivement unique.

La contraction et l'épaississement des segments, ou chromosomes, rendent bientôt indistinctes les deux séries de granulations chromatiques dans chacun d'eux et leur communiquent un aspect homogène (fig. 3 et 4). Ces chromosomes sont d'abord incurvés dans divers sens; leur longueur varie du simple au double. Entre eux, dans la cavité nucléaire, on aperçoit des fils achromatiques très finement granuleux. Le nucléole perd peu à peu son aptitude à la coloration et disparaît à peu près en même temps que la membrane nucléaire.

A cette phase, j'ai souvent compté 12 chromosomes dans le noyau. Il peut se faire que le nombre n'atteigne pas toujours ce chiffre : c'est d'ailleurs un fait que j'ai constaté, chez le *Naias*, dans des noyaux purement végétatifs appartenant à la paroi du sac pollinique; mais on peut concevoir également qu'un ou plusieurs chromosomes ne soient soudés qu'en apparence par les bouts.

En tout cas, le nombre 12 doit être considéré, à mon avis, comme normal et caractéristique pour les noyaux des cellules mères primordiales du *Naias*. C'est celui qu'on observe fréquemment, soit avant la résorption de la membrane nucléaire, quand les chromosomes sont répartis dans la cavité du noyau, soit au stade de la plaque nucléaire, surtout lorsque le fuseau se présente obliquement ou dans la direction de son grand axe (fig. 6 à 12). En se séparant l'une de l'autre, au moment de la métakinèse, pour se rendre aux pôles, les deux moitiés de chaque chromosome présentent d'abord la forme de bâtonnets sensiblement droits, qui se recourbent ensuite en crochet en arrivant aux pôles (fig. 13).

Lorsque la multiplication cellulaire a pris fin, chaque sac pollinique présente, sur une coupe transversale passant vers le milieu de l'anthère, environ 80 cellules-mères primordiales. Un certain temps de repos leur permet de grossir et d'acquérir un volume double de celui qu'elles offraient à leur naissance (comparer fig. 1 et fig. 14). Ce phénomène correspond à celui qui se produit pour les spermatogonies chez les animaux, dans la zone d'accroissement de la glande sexuelle. Les cellules-mères primordiales deviennent ainsi les cellules-mères polliniques définitives, qui sont les homologues des spermatocytes de premier ordre. Plus tard, l'homologie cesse d'exister, puisqu'on sait que le grain de pollen présente encore, à un moment donné, avant ou après sa germination, de nouvelles divisions à son intérieur pour former les gamètes mâles.

II

Division des cellules-mères définitives et formation des grains de pollen.

Considérées d'abord à l'état de repos, peu de temps avant les prophases de la division, les cellules-mères définitives présentent un cytoplasme remarquable par sa structure filaire, bien manifeste surtout dans les matériaux fixés par le liquide de Flemming. Les fils sont très finement granuleux; ils se dirigent pour la plupart concentriquement autour du noyau et s'entrecroisent, sans toutefois former un reticulum bien net (fig. 14).

Cette structure, qui donne l'aspect d'une striation concentrique dans tout l'espace situé entre le noyau et la paroi cellulaire, devient encore plus apparente pendant les premières phases de la division (fig. 15 à 17). Parfois les fils se montrent plus nombreux et plus serrés en certains endroits, dont l'aspect rappelle alors celui des amas fibrillaires observés par M. et P. Bouin [1] dans des cas analogues. A aucun moment je n'ai aperçu une striation radiaire autour du noyau, semblable à celle que j'avais souvent remarquée dans d'autres cas, tels que les cellules-mères polliniques du Lis, durant les prophases de la division. Au début de la division, et quelque temps avant la résorption de la membrane, les fils cytoplasmiques forment assez souvent une couche feutrée plus condensée autour du noyau (fig. 19). Toutefois, cette disposition n'est ni aussi constante, ni aussi marquée que dans beaucoup d'autres cellules-mères polliniques.

Le cytoplasme ne renferme pas d'amidon. Mais, dans certains sacs polliniques, j'ai trouvé dans toutes les cellules-mères, au voisinage du noyau, des globules particuliers offrant une teinte jaunâtre après l'action du liquide de Flemming et se colorant en violet par l'hématoxyline de Delafield, en gris noirâtre par le procédé de Heidenhain. Tantôt il n'y avait dans chaque cel-

1. M. et P. Bouin, Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire (*Bibliogr. anat.*, 1898).

lule qu'un seul globule, un peu moins gros que le nucléole du noyau; tantôt on y voyait un petit amas de globules inégaux, comme dans la fig. 16. Ces corps paraissent être de nature albuminoïde. Quand ils existent, ils diminuent de grosseur après que le noyau est entré en division, pour disparaître au plus tard au stade de la plaque nucléaire.

Le noyau de la cellule-mère adulte, à l'état quiescent, présente un aspect filamenteux très compact, avec un nucléole assez gros. Dans les matériaux traités par l'alcool, on voit souvent la membrane nucléaire séparée à la fois du cytoplasme et de la masse chromatique qui s'est contractée sous l'influence du réactif. C'est un des exemples où, chez les plantes, cette membrane est le plus nettement différenciée.

Les premiers symptômes de la division se manifestent par le changement d'aspect du filament, dont les replis se contractent et laissent voir sur leur trajet une file de granulations chromatiques distinctes; puis, avant qu'on n'aperçoive des bouts libres dans le peloton nucléaire, le dédoublement longitudinal commence à se manifester par l'apparition de deux séries parallèles de granulations chromatiques dans le substratum de linine du filament (fig. 14). Dès que les segments chromatiques se montrent libres, les deux séries de granulations sont non seulement bien distinctes, mais encore plus ou moins écartées l'une de l'autre, sauf aux endroits où elles restent accollées par torsion.

Dans aucun des noyaux qui pouvaient être considérés comme fixés dans leur état normal, je n'ai observé la contraction particulière que **Moore** [1] a désignée sous le nom de « synapsis » [2]. Et pourtant, les sections transversales successives d'un même sac pollinique, depuis la base jusqu'au sommet, permettent de voir tous les stades compris entre le début de l'épaississement du filament chromatique et la phase où les chromosomes sont libres

1. J.-E.-S. MOORE, On the Essential Similarity of the Process of Chromosome Reduction in Animals and Plants (*Ann. of Bot.*, t. 35, 1895, p. 485).

2. A ce sujet, on peut remarquer que certains botanistes confondent l'état en question avec celui que **Rosen** a appelé « dolichonema », lequel est caractérisé, comme le mot l'indique assez, par l'aspect filamenteux présenté par le noyau à un moment donné dans les prophases de la division.

dans la cavité nucléaire. Après la fixation par le liquide de Flemming, notamment, je n'ai jamais rencontré la moindre contraction; de sorte que si le phénomène en question existe réellement dans d'autres plantes, ce qui n'est pas suffisamment prouvé, comme je l'ai fait remarquer dans un récent mémoire [1], il ne représente certainement pas, dans le *Naias*, une manifestation normale.

Les segments formés de deux moitiés semblables peuvent être facilement comptés : ils sont au nombre de 6, de longueur très inégale (fig. 15 à 17).

Quand les extrémités de ces deux moitiés, à chaque bout du segment, se présentent dans un plan favorable, on peut constater assez souvent qu'elles sont bien distinctes, ou même écartées l'une de l'autre (fig. 17 et 18), et que chaque segment ou chromosome n'est pas formé par un tronçon simple, qui se serait courbé en son milieu pour rapprocher et accoler plus ou moins ses deux branches. D'ailleurs, s'il en était ainsi, comment pourrait-on comprendre que la courbure se fît toujours en un point situé exactement à égale distance des deux bouts du tronçon et que les deux branches fussent absolument de même longueur? Cette remarque trouvera plus loin sa raison d'être.

A la vérité, les deux moitiés d'un même chromosome se montrent fréquemment soudées à l'un des bouts ou même aux deux bouts de ce chromosome; mais, le fait qu'on peut aussi les trouver distinctes prouve bien qu'elle résultent d'un dédoublement qui s'est effectué à une phase antérieure dans le filament nucléaire, soit, à ce qu'il semble, avant que ce filament ne se soit coupé en tronçons, soit peut-être au moment où ces derniers prennent naissance. Dans chaque chromosome, les deux moitiés restent rattachées l'une à l'autre, tout au moins sur la plus grande partie de sa longueur, par la substance fondamentale, ou linine, qui sert de support aux granulations chromatiques.

Pendant un certain temps, ces granulations restent disposées en une série unique dans chaque moitié du chromosome; mais,

1. L. Guignard, Les centres cinétiques chez les végétaux, p. 182 (*Ann. des Sc. nat., Bot.*, 8e série, t. V, 1898).

à un moment donné, on aperçoit par endroits, dans chacune de ces moitiés, deux nouvelles séries de granulations, qui se forment selon toute apparence par un second dédoublement longitudinal, analogue à celui que nous avons vu se produire dans le filament nucléaire dès les premiers stades de la division. La disposition bisériée des granulations n'est distincte qu'en certains points, là où il n'y a pas de torsion et où les deux séries se présentent de face à l'observateur, et c'est aux extrémités des moitiés du chromosome qu'on l'aperçoit en général le plus nettement, comme on peut le voir dans la fig. 18, représentée à un grossissement un peu plus fort que les autres. Ailleurs, en effet, elle est le plus souvent confuse et masquée; mais une chose attire alors l'attention : c'est la petitesse des granulations chromatiques, qui, par suite de la contraction progressive du chromosome, devraient être à ce stade plus grosses qu'elles ne le sont, s'il n'y avait pas eu un second dédoublement.

Cette observation m'a paru plus facile avec les matériaux fixés par l'alcool qu'avec les autres réactifs employés. A mon avis, elle offre, comme on le verra plus loin, un intérêt théorique tout particulier dans la question qui fait l'objet principal de ce travail.

L'état dont il s'agit est de très courte durée : la contraction vient bientôt confondre les granulations dans chacune des moitiés du chromosome; ces moitiés elles-mêmes se soudent ordinairemement dans toute leur longueur, tout en restant plus ou moins incurvées l'une sur l'autre; souvent, elles ne paraissent plus former qu'un bâtonnet simple et homogène (fig. 19 à 25). Parfois aussi, elles restent quelque peu distinctes ou même écartées à l'un des bouts, comme on peut le voir dans l'un des bâtonnets des fig. 20 ou 24; très rarement la séparation porte sur une plus grande longueur.

Dès que les chromosomes se montrent libres dans la cavité nucléaire, on aperçoit, les rattachant les uns aux autres et à la membrane, des fils extrêmement délicats dont les réactions colorées sont les mêmes que celle de la linine. Plus tard, ces fils augmentent de nombre et présentent des granulations plus grosses; ils forment des anastomoses lâches et deviennent très

apparents au moment où la membrane nucléaire est sur le point de se résorber (fig. 15 à 19). Pendant ce temps, le nucléole perd peu à peu son aptitude à fixer les matières colorantes et diminue de volume, pour disparaître au début du stade de la plaque nucléaire. L'hyaloplasme nucléaire prend fréquemment, par le mélange de vert de méthyle, de fuchsine acide et d'orange, une coloration rose, qui semble en rapport avec la résorption du nucléole. Il est possible que la substance de ce dernier concoure à former les fils achromatiques intranucléaires dont il vient d'être question, ce qui viendrait à l'appui de l'opinion de **Strasburger** sur le rôle du nucléole.

Dans plusieurs cas, on voit la disparition de la membrane nucléaire commencer au voisinage d'un petit amas granuleux situé dans le cytoplasme. De cet amas, dans lequel on n'arrive pas, ordinairement, à reconnaître avec certitude un granule plus gros que les autres, partent des fils achromatiques de plus en plus nombreux et sensiblement rectilignes. Ils se rattachent aux fils irréguliers qui existaient déjà dans la cavité nucléaire, où on les aperçoit encore pendant quelque temps à l'opposé du point de départ des premiers (fig. 20 et 21). Ces fils, de nouvelle formation, sont plus homogènes et leurs granulations, excessivement fines, moins grosses que celles des fils primitifs. Ils se dirigent à la fois vers les chromosomes, qui se rapprochent alors les uns des autres au centre de la cavité nucléaire, et dans tout l'intérieur de cette cavité.

Les fils peuvent partir de plusieurs points dans des plans différents, et ce doit être le cas général, à en juger par les fuseaux pluripolaires que l'on rencontre dans les préparations (fig. 22 à 24). C'est ce que l'on observe aussi dans d'autres cellules-mères du pollen, ainsi que l'ont indiqué plusieurs auteurs et que je l'ai moi-même constaté récemment [1]. Toutefois, dans le *Naias*, les fuseaux pluripolaires ne paraissent pas avoir en général plus de trois à quatre branches ; à l'extrémité de celles-ci, j'ai aperçu ordinairement un petit amas granuleux et parfois un corpuscule distinct servant de point d'attache aux fils achroma-

1. Les centres cinétiques chez les végétaux, p. 183, 191, 194.

tiques. Je n'ai pas trouvé d'ébauches de formations pluripolaires avant la résorption de la membrane nucléaire; leur différenciation paraît plutôt coïncider avec la disparition de cette dernière. Il est à remarquer aussi que la façon dont le fuseau s'établit, dans le *Naias*, montre qu'il est, tout au moins en grande partie, d'origine nucléaire.

La formation du fuseau bipolaire définitif, auquel aboutissent toujours les fuseaux pluripolaires, paraît se faire parfois par rapprochement et fusion des branches voisines (fig. 25); ailleurs, il semble que deux des pôles seulement persistent et que l'autre ou les autres disparaissent.

Pendant l'établissement de la figure bipolaire définitive, une différence très nette se manifeste dans les fils achromatiques. Les uns forment des faisceaux de fils agglomérés qui partent du pôle et s'attachent isolément à chaque moitié des chromosomes, qu'ils entraîneront vers le pôle au moment de la métakinèse. Les autres s'étendent librement d'un pôle à l'autre, entre les chromosomes et même au pourtour de la plaque nucléaire, de sorte que le fuseau est ordinairement plus large à l'équateur que la plaque nucléaire elle-même. Ces derniers fils, continus, paraissent s'anastomoser ou s'intriquer les uns avec les autres, surtout dans la région périphérique du fuseau (fig. 26, 27, 31).

Situé au milieu de la cellule et dirigé ordinairement suivant le plus grand diamètre, le fuseau en dépasse fréquemment la longueur et se courbe à ses extrémités contre la paroi cellulaire, sans arriver toutefois à prendre la forme si particulière, en croissant ou même en S, que j'ai signalée dans *Nymphæa* [1].

Aux pôles du fuseau définitif, on distingue assez souvent, comme l'indiquent les fig. 27, 28, 31 et 34, un ou plusieurs petits corpuscules, entourés ou non d'un léger amas de substance condensée plus colorable. Dans certaines préparations provenant de matériaux fixés par le perchlorure de fer ou par l'alcool, ces petits amas polaires se coloraient d'une façon bien marquée par l'hématoxyline.

Dans le cytoplasme entourant le fuseau, il existe souvent,

1. Les centres cinétiques..., p. 184.

mais non constamment, des granules qui se colorent comme la substance nucléolaire. On en trouve même, à ce stade, entre les fils du fuseau, et plus tard entre les fils connectifs qui réunissent les nouveaux noyaux (fig. 28, 34, 35).

On a vu précédemment que les 12 chromosomes des noyaux des cellules-mères primordiales avaient une longueur très différente, tout en possédant à peu près la même épaisseur. Il en est de même pour les 6 chromosomes des noyaux des cellules-mères définitives. Il suffit, pour en juger, de jeter les yeux sur les fig. 29 et 30, représentant deux plaques nucléaires vues par le pôle. Dans certains cas, je crois avoir vu 7 chromosomes et j'ajoute, pour n'avoir pas à y revenir, que j'ai fait la même remarque dans quelques noyaux à la seconde division des cellules-mères polliniques; mais le nombre 6, constaté dans un très grand nombre de noyaux, n'en doit pas moins être considéré comme représentant la règle générale dans le *Naias*.

Chaque chromosome comprend ici, comme on l'a vu, deux moitiés plus ou moins distinctes, formées elles-mêmes de deux parties confondues l'une avec l'autre et devenues méconnaissables; il est donc quadruple et constitué par quatre bâtonnets intimement soudés par paires. Dans la plaque nucléaire, les chromosomes arrivent rarement à se placer tous exactement dans le plan équatorial; mais leur orientation est telle que les deux paires qu'ils comprennent se dirigeront, au moment de la métakinèse, chacune en sens inverse vers les pôles. C'est ce qu'on peut voir dans les fig. 28 et 31 surtout; dans la fig. 26, l'un des chromosomes montre ses deux paires complètement isolées jusqu'à leurs extrémités tournées vers la périphérie, parce qu'elles étaient déjà, à n'en pas douter, presque entièrement séparées antérieurement. C'est au moment où les deux paires en question commencent à s'écarter l'une de l'autre que les deux bâtonnets, jusque-là dissimulés dans chacune d'elles, deviennent visibles. En même temps qu'elles se séparent, d'abord par leurs extrémités tournées vers le centre du fuseau, les deux bâtonnets s'isolent simultanément dans l'une et dans l'autre, aux extrémités opposées tournées vers la périphérie, en formant deux V, qui restent encore soudés pendant un court

espace de temps par les extrémités de leurs branches; de sorte que le chromosome vu de face, comme par exemple celui qui est situé au premier plan de la fig. 34, présente l'aspect d'un rhombe. Ce même aspect est offert par deux des chromosomes de la fig. 35. Bien que les deux branches restent adhérentes à la pointe du V, on peut pourtant les distinguer l'une de l'autre dans les préparations favorables, et reconnaître que le V n'est pas formé par un bâtonnet unique coudé en son milieu (fig. 34 surtout).

Au même stade, le chromosome vu par le côté offre nécessairement l'aspect de la fig. 33, qui est la plus ordinaire, ou bien celui de la fig. 32, quand le faisceau de fils rétractiles ne s'insère pas tout à fait à l'extrémité de chaque paire de bâtonnets.

Durant leur transport aux pôles, les branches du V se rapprochent de nouveau et s'accolent plus ou moins l'une à l'autre (fig. 35 et 36). Arrivées au pôle, elles présentent, quand on les regarde obliquement, l'aspect de la fig. 37.

Chacun des deux noyaux frères reçoit donc 6 chromosomes doubles. Pendant la reconstitution nucléaire, les deux bâtonnets s'écartent de nouveau, sans toutefois cesser de rester soudés par leurs extrémités polaires (fig. 38); ils s'allongent et s'incurvent en sens divers; les granulations chromatiques redeviennent distinctes dans leur substratum de linine; la membrane nucléaire apparaît et un nucléole se montre à l'intérieur du nouveau noyau. En même temps, les granules à réactions nucléolaires, qui étaient répandues dans le cytoplasme et entre les fils connectifs, disparaissent insensiblement; mais on en retrouve encore en dehors des noyaux pourvus de leur membrane et après que les nucléoles ont atteint leur grosseur définitive.

Finalement, à l'équateur du tonnelet formé par les fils connectifs (fig. 39), se différencie la plaque cellulaire granuleuse précédant la cloison qui, chez le *Naias*, comme chez les autres Monocotylédones, partage le cytoplasme et complète la première division de la cellule-mère pollinique.

Voyons maintenant comment se fait la seconde division, qui correspond à celle du spermatocyte de deuxième ordre chez les animaux.

L'espace de temps qui la sépare de la première est court. Le début de la mitose se manifeste par la contraction des replis filamenteux du noyau et par la prompte apparition de chromosomes libres (pl. XX, fig. 40). Dans chacun d'eux, les granulations chromatiques forment une série unique, bien distincte surtout dans les matériaux fixés par l'alcool, même à un stade assez avancé de la contraction ; puis elles se confondent dans leur substratum de linine et les chromosomes deviennent homogènes. A aucun moment de la contraction on ne constate de dédoublement longitudinal comme à la première division : c'est là le fait important. Je dois faire remarquer, à ce propos, que toutes les prophases de la mitose peuvent être suivies sur les sections transversales d'un même sac pollinique; il est donc possible d'affirmer qu'aucun stade n'a échappé à l'observation. La marche des phénomènes progresse, dans tous les cas, de la base vers le sommet du sac.

De bonne heure, on peut compter 6 chromosomes dans le noyau, et l'on remarque que, quelle que soit leur longueur relative, ils sont pour la plupart coudés en leur milieu. Le coude sépare deux branches égales; il est situé ordinairement du côté où se trouvait le pôle dans la première division (fig. 40 et 41). Quand on observe le noyau par le côté opposé, après que la contraction a déjà fortement raccourci les chromosomes, on aperçoit au premier plan leurs extrémités libres (fig. 42).

Il n'est pas douteux que ces 6 chromosomes ne soient les mêmes qui s'étaient rendus à chaque pôle devant la première division pour former les deux noyaux jumeaux. Quelle que soit la façon dont ils se comportent durant la reconstitution du noyau, ces chromosomes doivent certainement conserver ici leur individualité. Le coude de chacun d'eux, dans la seconde division, correspond à la pointe du V dans la première; il n'est pas toujours bien apparent avant que la contraction n'ait atteint un certain degré, mais il le devient dans la suite, et même il est parfois possible de distinguer l'une de l'autre, au point de

soudure, les deux extrémités des branches du chromosome. En ce point, où se fera plus tard, comme on le verra, la séparation des deux branches, il y a souvent interruption de la substance chromatique dans son support de linine. D'ailleurs, la façon dont ces deux branches se disposent l'une par rapport à l'autre, pendant les stades successifs de la division, montrent qu'elles ne représentent pas simplement les deux moitiés d'un segment chromatique unique, qui se serait incurvé à égale distance de ses extrémités.

Avant la résorption de la membrane nucléaire, les branches des chromosomes occupent pour la plupart la périphérie du noyau. Le nucléole se comporte comme dans la première division. Entre ces éléments figurés, il existe également des fils achromatiques granuleux formant un lacis délicat (fig. 42).

On remarque aussi, dans le cytoplasme, l'aspect fibrillaire concentrique signalé précédemment. Aussi longtemps que la membrane nucléaire reste intacte, le cytoplasme n'offre pas de granulations à réactions nucléolaires; mais elles apparaissent au moment de la formation du fuseau, pour se retrouver plus tard jusqu'au cloisonnement cellulaire complet (fig. 44 à 68).

L'état pluripolaire présente ici les mêmes caractères que dans la première division (fig. 45, 47), mais sa fréquence et sa durée sont certainement encore moindres.

La disposition des chromosomes semble d'abord assez irrégulière (fig. 43 à 48). Toutefois, dans nombre de cas, on remarque que le point de soudure de leurs branches est dès l'origine tourné vers le centre de figure, tandis que les extrémités libres regardent la périphérie. Dans chaque chromosome, les deux branches, plus ou moins écartées, tendent à se rapprocher l'une de l'autre; tantôt elles se trouvent placées d'un même côté du plan équatorial du fuseau, tantôt l'une d'elles est tournée vers l'un des pôles et l'autre vers le pôle opposé; il y a sous ce rapport de nombreuses variations (fig. 49, 50). Leur accolement peut être complet sur toute la longueur, même avant le stade définitif de la plaque nucléaire : tel est le cas pour plusieurs des chromosomes de la fig. 51. Si l'on n'avait pas eu sous les yeux tous les aspects que peuvent successivement présenter les deux

branches d'un même chromosome, on pourrait être porté à croire qu'il s'agit là du dédoublement longitudinal d'un chromosome simple, plutôt que du rapprochement des deux parties constitutives d'un chromosome double.

Un peu plus tard, les chromosomes ont presque tous leur coude placé dans le plan équatorial de la figure ou dans son voisinage; la plaque nucléaire offre alors les divers aspects représentés dans les fig. 52 à 54. Ensuite, les branches de chaque chromosome, plus ou moins écartées, se rabattent en général dans le plan équatorial, comme le montre surtout la fig. 56 : c'est alors que la métakinèse commence. Les deux branches se séparent et s'écartent l'une de l'autre au niveau du coude primitif (fig. 59); cette séparation peut d'ailleurs se faire sans qu'elles se soient rabattues préalablement dans le plan équatorial, comme on peut en juger par plusieurs des chromosomes de la fig. 60. Puis les faisceaux de fils rétractiles entraînent les extrémités séparées en sens inverse vers les pôles. Si les deux branches s'étaient rapprochées et accolées auparavant, elles ne sont bientôt plus en contact que par leurs bouts périphériques, comme le montre surtout la fig. 61. Enfin, elles s'isolent complètement pour se rendre aux pôles, où elles arrivent en présentant pour la plupart la forme de bâtonnets crochus, qui se recourbent de plus en plus et se serrent les uns contre les autres avant la reconstitution nucléaire (fig. 63 à 67).

Les deux noyaux, issus de la première division de la cellule-mère, parcourent à peu près simultanément les mêmes phases. Leurs fuseaux sont situés tantôt dans le même plan, tantôt dans des plans obliques ou perpendiculaires. Finalement, le cloisonnement du protoplasme achève la formation des quatre cellules polliniques (fig. 68), qui sont les homologues des spermatides.

Il résulte par conséquent de ce qui précède que le caractère essentiel de la seconde division consiste dans la séparation pure et simple des deux branches de chaque chromosome double.

Les quatre noyaux reçoivent donc chacun 6 chromosomes simples. En réalité, les 24 chromosomes simples destinés à ces noyaux étaient déjà formés dès les premières phases de la division de la cellule-mère pollinique définitive.

III

Formation des cellules génératrices ou gamètes mâles.

Avant de comparer les résultats précédents avec ceux qu'on a signalés récemment chez d'autres plantes et de les mettre ensuite en regard des observations analogues publiées par les zoologistes, je crois devoir les faire suivre de l'étude de la formation des cellules génératrices.

Tandis que, chez les animaux, les quatre spermatides produites par les deux divisions de maturation d'un spermatocyte n'ont plus qu'à se métamorphoser chacune en un spermatozoïde, les quatre jeunes grains de pollen, chez les végétaux angiospermes, doivent encore se diviser pour donner deux cellules génératrices ou gamètes mâles [1].

Tantôt, avant la maturité du pollen et la déhiscence de l'anthère, il ne se fait, dans le grain de pollen, qu'une seule division qui produit la grande cellule végétative du grain et une cellule génératrice beaucoup plus petite, laquelle ne se partagera à son tour en deux nouvelles cellules génératrices ou gamètes mâles que dans le tube pollinique développé à la germination du grain de pollen : c'est le cas qui paraît être le plus fréquent et qui se rencontre à la fois chez les Monocotylédones et les Dicotylédones.

Tantôt la naissance des deux cellules génératrices a lieu plus tôt et se fait déjà dans le grain de pollen avant la maturité; cette formation précoce semble caractéristique de certaines familles, telles que les Graminées, Cypéracées, Joncacées, Caryophyllées, Ombellifères, Aspérifoliées, etc. [2].

On n'a pu observer que dans quelques cas seulement les

1. Exceptionnellement, ces deux cellules peuvent subir une nouvelle bipartition : c'est ce que **Strasburger** a constaté dans les tubes polliniques de *Scilla* et d'*Ornithogalum* (Neue Unters. über Befruchtungsvorg. bei den Phanerog., 1884).

D'après **J. Chamberlain**, le grain de pollen du *Lilium tigrinum* et du *L. auratum* renferme parfois deux ou trois noyaux générateurs et plusieurs noyaux végétatifs, ces derniers provenant d'une division directe. Mais on peut se demander jusqu'à quel point ce fait est normal (Contrib. of the life history of *Lilium philadelphicum*, II. The Pollen Grain (*Bot. Gazette*, juin, 1897, p. 427).

2. E. Strasburger, Neue Unters. über Befruchtungsvorg. bei den Phanerog., p. 10 et suiv., 1884.

divisions qui se font ainsi à l'intérieur du jeune grain de pollen ou dans le tube pollinique. **Strasburger** a remarqué qu'elles présentent les caractères ordinaires de la division indirecte [1]. J'ai pu suivre en détail ces deux divisions dans le *Lilium* [2]. Avant la première, la cellule pollinique présente une phase de repos assez longue, et l'espace de temps qui sépare cette division de la seconde est encore plus considérable, puisque, dans le Lis, cette dernière n'a lieu que dans le tube pollinique. Malgré la difficulté de l'observation, j'avais réussi à constater que, dans ce cas, les chromosomes sont au nombre de 12, comme dans les deux divisions de la cellule-mère pollinique, et qu'ils subissent le dédoublement longitudinal des mitoses ordinaires. C'est aussi la conclusion des recherches de Mlle **Sargant** [3] sur la même plante. En étudiant l'*Allium fistulosum*, **Ishikawa** [4] a retrouvé dans la première division de la cellule pollinique, les 8 chromosomes dont j'avais déjà constaté la présence dans la formation du pollen chez l'*Allium ursinum*; mais il n'a pas observé la seconde division de la cellule génératrice.

Le *Naias* est très avantageux pour cette étude. La formation de la cellule végétative et de la première cellule génératrice y suit, en effet, de très près la seconde bipartition de la cellule-mère pollinique, car elle a lieu alors que les quatre jeunes grains de pollen sont encore réunis en tétrade, et la division de la première cellule génératrice se fait elle-même assez longtemps avant la maturité du pollen. D'autre part, l'observation est grandement facilitée par le petit nombre des chromosomes.

Avec **Strasburger**, on peut appeler « cellule progame » la cellule pollinique ou le jeune grain de pollen considéré avant sa division. Quoique très court, le temps de repos qui s'écoule à partir de sa formation jusqu'aux prophases de sa division permet au noyau de la cellule progame de grossir sensiblement.

Pendant cette phase de repos, les chromosomes forment-ils

1. E. Strasburger, Neue Unters., p. 16.
2. Nouvelles études sur la fécondation, p. 176 et pl. 11, fig. 32 à 34.
3. Ethel Sargant, The formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*, II. Spermatogenesis, p. 208 (*Annals of Botany*, 1896).
4. Studies on Reproductive Elements, III, p. 209 (*Journ. of the College of Science, Imperial University*, Tokio, 1897).

un filament unique, ou bien restent-ils morphologiquement distincts dans le noyau? C'est ce qu'on ne saurait décider. En tout cas, dès qu'ils apparaissent libres, on observe dans chacun d'eux les marques d'un dédoublement longitudinal (fig. 69). Les deux séries parallèles de granulations chromatiques sont surtout visibles aux extrémités des chromosomes; mais le raccourcissement et l'épaississement progressifs les rendent bientôt indistinctes. De bonne heure, on constate que les chromosomes sont au nombre de 6 : je les ai comptés dans un très grand nombre de noyaux. J'ai cru aussi, dans quelques cas, en trouver 7, comme parfois dans les deux divisions antérieures; mais cette exception ne prouverait rien contre la règle générale.

La cavité du noyau est parcourue par des fils achromatiques grêles et granuleux. Le nucléole, relativement gros, devient moins colorable et diminue de volume au fur et à mesure que les chromosomes grossissent; et, comme les fils achromatiques intra-nucléaires n'augmentent pas proportionnellement de nombre pendant ce temps, et que le nucléole a déjà perdu ses propriétés avant la résorption de la membrane nucléaire, on ne peut se défendre ici de cette impression que la substance nucléaire dissoute peut tout aussi bien servir à la nutrition des chromosomes qu'à l'élaboration du fuseau futur. Une autre remarque peut encore être faite ici au sujet des rapports supposés entre le nucléole et les granulations à réactions nucléolaires, dont j'ai indiqué la présence dans le cytoplasme, au cours des deux bipartitions de la cellule-mère du pollen : c'est que malgré la grosseur du nucléole dans le noyau progame et sa résorption progressive avant l'apparition du fuseau, les granulations dont il s'agit font toujours défaut dans le cytoplasme. Cela montre que le rôle du nucléole peut, suivant les cas, être interprété de façons différentes et qu'il reste encore problématique.

Les chromosomes ont ici également, pour une épaisseur sensiblement égale, une longueur très différente (fig. 70 à 72). Quand ils sont droits, ce qui est le cas le plus habituel, ils tournent l'une de leurs extrémités vers le centre du fuseau, et l'autre vers la périphérie; quand ils sont courbes et longs, c'est la

courbure qui se place ordinairement du côté du centre (fig. 71). Ils arrivent tous à se disposer dans le plan équatorial du fuseau, lequel, vu de profil, offre alors une forme très régulière (fig. 70). En général, l'orientation du fuseau est telle que son grand axe est dirigé vers le centre de la tétrade formée par les cellules progames, qu'elles soient d'ailleurs situées dans le même plan ou qu'elles soient disposées en tétraèdre. Aux pôles, on distingue parfois un granule fort petit, d'où partent les deux sortes de fils qui constituent le fuseau nucléaire.

Au stade de la métakinèse, les deux moitiés de chaque chromosome redeviennent distinctes. Elles se séparent l'une de l'autre, suivant le mode bien connu, pour se rendre en sens inverse vers les pôles (fig. 73 et 74). Le phénomène se passe donc essentiellement comme dans les mitoses ordinaires : il y a, à l'origine, dédoublement longitudinal des 6 chromosomes et partage égal de leurs moitiés entre les noyaux jumeaux. Ces deux noyaux doivent donc se montrer égaux et semblables. Il en est effectivement ainsi, tout à fait au début de leur formation, avant qu'ils ne se revêtent de leur membrane (fig. 74 à droite). Mais, bientôt après, apparaît une différence quant à la grosseur et à l'aspect du contenu chromatique. Dès que la membrane nucléaire est formée, l'un d'eux grossit plus que son frère jumeau (fig. 75, en bas, à gauche); sa charpente chromatique devient plus lâche et laisse bientôt apercevoir un assez gros nucléole; en somme, ses caractères sont ceux des noyaux végétatifs ordinaires. Dans chacune des cellules de la tétrade, ce noyau occupe l'angle interne (fig. 75). L'autre noyau reste toujours plus petit; ses éléments chromatiques sont très serrés et masquent parfois le petit nucléole qu'il possède; il fixe énergiquement les colorants de la chromatine, non pas simplement parce que les granulations en sont plus condensées, mais parce que de bonne heure elle devient plus abondante que dans le premier.

Il est curieux de voir une différence aussi frappante, sous tous les rapports, se produire avec une telle rapidité entre deux noyaux qui viennent de se former avec la même quantité de chromatine et les mêmes qualités, et qui sont situés dans un cytoplasme encore indivis au moment où cette différence se manifeste.

Placé du côté externe de la cellule progame, le petit noyau générateur se sépare de son congénère par une cloison en verre de montre, qui se raccorde à la paroi externe courbe de la cellule-mère. Cette cloison, qui sépare la grande cellule végétative de la petite cellule génératrice, n'offre pas les réactions de la cellulose et reste fort délicate. Contrairement à ce qu'on observe dans d'autres plantes, le cytoplasme de la cellule génératrice se distingue à peine ici, par son aspect et ses réactions, de celui de la cellule végétative.

Quelque temps après la formation de ces deux cellules si différentes, les grains de pollen, jusque-là réunis en tétrades, deviennent libres et prennent la forme arrondie ou ovoïde (fig. 76 et 77). La cloison en verre de montre se bombe un peu vers l'intérieur, puis se détache de la paroi externe du grain, en rapprochant apparemment ses bords pour former une enveloppe complète autour du noyau de la cellule génératrice. Celle-ci se trouve donc libre dans le cytoplasme de la cellule végétative; elle reste à côté ou même au contact du noyau de cette dernière.

A cette période, des grains d'amidon, d'abord fort petits et allongés, font leur apparition dans la cellule végétative. Disséminés à l'origine par groupes distincts (fig. 77), ils grossissent et se multiplient au point d'en remplir bientôt toute la cavité, sous forme de grains ovoïdes, tous semblables et pourvus d'un hile allongé. La petite cellule génératrice n'en renferme jamais; elle n'offre d'ailleurs, sous son enveloppe délicate, qu'une mince couche de cytoplasme enveloppant un noyau relativement gros (fig. 78).

La seconde et dernière division ne tarde pas à se faire dans cette cellule. Mais elle ne présente pas, dans l'ensemble des grains de pollen d'un même sac pollinique, la même simultanéité que la première.

L'aspect granuleux et compact du contenu chromatique du noyau fait d'abord place à l'aspect filamenteux; les 6 chromosomes se forment avec les caractères du dédoublement longitudinal; le nucléole disparaît dès les premières phases de la contraction. Quand la membrane nucléaire, excessivement

mince, se résorbe, la cellule s'allonge et prend la forme du fuseau nucléaire lui-même (fig. 79). Malgré la petitesse de ce dernier, j'ai pu, dans plusieurs cas, distinguer aux pôles un corpuscule très net (fig. 80 à 82). Les chromosomes se comportent exactement comme dans la division précédente et deux nouveaux noyaux prennent naissance, autour desquels on ne distingue qu'à grand'peine une enveloppe cellulaire propre (fig. 83 à 84). Il se fait donc, en réalité, deux cellules génératrices qui restent équivalentes et dans chacune desquelles le noyau très dense et fortement chromatique occupe presque tout l'espace limité par la membrane cellulaire [1]. Ces deux gamètes mâles, formés par deux divisions successives, reçoivent donc chacun le même nombre de chromosomes que le noyau de la cellule progame qui leur donne naissance et conservent ce nombre typique grâce au dédoublement longitudinal.

IV

Considérations générales.

I. — Le fait le plus saillant qui résulte de la comparaison, chez les plantes et chez les animaux, des noyaux végétatifs et des noyaux sexuels, consiste avant tout dans la fixité et dans la réduction numérique des chromosomes chez ces derniers.

Dans les plantes, les premiers exemples de ces deux faits ont été fournis par les observations de **Strasburger** et par les miennes. Mon second Mémoire sur la Fécondation donne un aperçu de l'état de la question en 1891 [2], et il serait superflu d'y revenir ici. Les recherches faites depuis cette date n'ont fait que confirmer les premières observations. Elles ont montré que la réduction numérique apparaît dans les cellules-mères définitives (homologues des spermatocytes de premier ordre) du sac

1. Dans le pollen du *Sagittaria variabilis*, qu'il a étudié récemment, **Schaffner** parle de noyaux générateurs, et non de cellules génératrices, et ne représente que les premiers. Là encore, la membrane délicate de ces cellules doit être difficile à voir, et c'est vraisemblablement pour cette raison que l'auteur ne semble pas l'avoir aperçue (*Botanical Gazette*, avril 1897).

2. Nouvelles études sur la fécondation, p. 238.

pollinique des Phanérogames ou du sporange des Cryptogames supérieures, au moment où elles vont former, par deux bipartitions successives, quatre grains de pollen ou quatre spores.

A ce propos, je dois faire une remarque sur la façon dont certains auteurs ont interprété mes résultats.

Après avoir établi que, dans toutes les espèces de *Lilium* examinées, les noyaux des cellules-mères définitives du pollen et celui du sac embryonnaire présentent 12 chromosomes au moment où ils entrent en division, j'avais constaté que dans les noyaux végétatifs de la paroi du sac pollinique ou du nucelle ovulaire, ils s'en trouve ordinairement 24 [1]. Quelques auteurs en ont conclu que j'admettais la fixité numérique aussi bien pour les noyaux végétatifs que pour les noyaux sexuels. Cette interprétation n'est pas exacte, et il me suffira de citer le passage suivant du Mémoire en question : « Toutefois, je ne prétends pas que, dans les autres tissus (végétatifs), les noyaux présentent tous, sans exception, le nombre de chromosomes indiqué (24), et que ce nombre ne puisse être moindre. Dans les cellules voisines du connectif de l'anthère plus âgée, comme dans celles de l'ovule qui constituent les téguments ou la base du nucelle, j'ai observé des divisions où ce nombre était effectivement moindre; mais ce fait ne prouve rien contre la règle générale. Il est possible, que dans les noyaux des cellules qui n'ont pas de rapport avec le développement des éléments sexuels, il y ait des variations de cette nature. On verra, dans la suite de ce travail, que le nombre des segments chromatiques n'est pas le même dans les noyaux du sac embryonnaire, suivant le rôle qu'ils ont à remplir, et bien que le noyau primaire qui leur donne naissance fournisse aux premiers produits de sa division un nombre égal de segments ».

Il n'en est pas moins évident que, dans le Lis, le nombre caractéristique des chromosomes dans les tissus végétatifs est de 24. Ce nombre, les zoologistes l'appellent généralement « nombre normal » ou « nombre typique ». En réalité, il représente le « maximum » qui peut être atteint par une espèce

1. *Ibid.*, p. 245.

donnée, mais qui ne l'est pas toujours, comme on l'a vu précédemment pour les plantes. L'expression de « nombre normal » ou de « nombre typique » devrait donc plutôt s'appliquer au nombre réduit que l'on trouve dans les cellules sexuelles, puisqu'il est ici d'une constance sinon absolue, tout au moins beaucoup plus grande.

Le *Naias* est pour le moment, chez les Phanérogames, l'exemple où le nombre des chromosomes est le plus faible. On sait, en effet, qu'il peut être, dans les noyaux sexuels des plantes de cet embranchement, de 8 (*Allium*, *Alstrœmeria*, *Ceratozamia*, *Pinus*), 12 (*Lilium*, *Helleborus*, etc.), 16 (*Nuphar*), 32 (*Nymphœa*), 40 environ (*Magnolia*), et, dans les Cryptogames vasculaires, de 12 (*Osmunda*) [1], 48 (*Psilotum*), 60 environ (*Pteris*), etc.

Le nombre de chromosomes peut changer sans que le principe de la fixité spécifique soit compromis. De même que, dans le sac embryonnaire du Lis, les noyaux inférieurs, qui n'ont pas à intervenir dans la transmission des propriétés héréditaires, renferment un nombre de chromosomes variable et plus élevé que les noyaux supérieurs, de même, dans les cellules du prothalle du Pin, la fixité numérique ne n'observe, d'après Dixon [2], que jusqu'à la formation des archégones ; lorsque ceux-

1. Je donne ce nombre d'après Strasburger (Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl..., *Biolog. Centralblatt*, Bd XIV, p. 827, 1894) ; mais je puis ajouter que, dans des observations récentes, j'ai très souvent compté 22 chromosomes dans les cellules-mères des spores de l'*Osmunda regalis*.

2. H. Dixon, Fertilization of *Pinus sylvestris* (*Ann. of Bot.*, V et VIII, n° xxix, 1894). Dans les tissus végétatifs du *Lilium longiflorum*, Dixon a trouvé 16, 20 ou 24 chromosomes (On the Chromosomes of Lilium longiflorum, in *Proceed. of the Royal Irish Acad.*, 3e sér., vol. III, 1895). C'est ce que j'avais observé, comme on l'a vu, dans d'autres espèces. Mais la même anthère présenterait aussi, dans l'espèce en question, des cellules-mères polliniques dont les noyaux ont 8 ou 12 chromosomes, et il en serait de même dans les noyaux de la tétrade supérieure du sac embryonnaire. Une telle variation mériterait d'être soigneusement établie. Pour mon compte, je ne l'ai constatée dans aucune des espèces que j'ai examinées depuis (*L. Martagon*, *L. candidum*, *L. pyrenaicum*, etc.) — Dans 20 plaques nucléaires observées par elle dans les cellules mères polliniques du *L. Martagon*, Mlle Sargant dit qu'il y avait : dans 9 cas, sûrement 12 chromosomes ; dans 9 autres cas, on pouvait hésiter entre 11 et 12, dans 4 cas entre 12 ou 13, dans 1 cas entre 10, 11 et 12. Dans 14 plaques du noyau du sac embryonnaire, elle a compté avec certitude 12 chromosomes ; dans d'autres préparations au même stade, le doute était permis entre 11 et 12, parfois entre 12 et 13, mais le nombre ne descendait sûrement jamais à 10, ou n'atteignait 14 (Formation of the Sexual Nuclei. — II. Spermatogenesis, p. 205. — I. Oogenesis, p. 462 (*Ann. of Bot.*, 1897 et 1896).

ci sont différenciés, la variation se manifeste dans le même sens que dans le sac embryonnaire du Lis.

La variation peut donc se produire en plus ou en moins par rapport au nombre normal, quand les cellules ne se trouvent plus dans l'état embryonnaire indifférent de l'ébauche germinative ou des points végétatifs, mais qu'elles sont entrées dans une voie évolutive spéciale. C'est ce que Strasburger a également fait ressortir [1].

Le *Naias* nous offre un nouvel exemple de la fixité du nombre des chromosomes dans les cellules-mères polliniques et dans les produits qui en dérivent. Les exceptions signalées par divers auteurs, telles que celles de certains sacs polliniques de *Chlorophyton*, où Strasburger a compté 14 chromosomes au lieu de 12, où encore celles qu'on a pu remarquer ailleurs, n'infirment pas la règle générale.

Nous avons vu que la variation de nombre pouvait se rencontrer, chez le *Naias*, dans les cellules de la paroi du sac pollinique, et il est même possible qu'elle existe durant les premières phases de la formation des cellules-mères primordiales. Mais ce qu'il y a de certain, c'est que, dans nombre de noyaux de ces cellules, surtout vers la fin de leur période de multiplication, on compte 12 chromosomes. La réduction numérique n'apparaît donc, ici encore, comme chez les autres plantes, qu'à une phase ultérieure.

Cette dernière constatation n'était pas superflue en présence des résultats contraires énoncés par Ishikawa dans son travail de l'an dernier sur l'*Allium fistulosum*.

Dans les cellules épidermiques des pièces du bouton floral, cet observateur trouve 16 chromosomes. C'est le nombre normal observé antérieurement dans les tissus végétatifs d'autres espèces d'*Allium*. Il y a longtemps déjà, j'avais compté 8 chromosomes dans les cellules-mères polliniques de l'*A. ursinum* [2] et Strasburger avait retrouvé ensuite le même

1. E. Strasburger, Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl (*Biol. Centr.*, XIV, p. 830).

2. Recherches sur le noyau cellulaire, p. 34 et pl. 3 fig. 70. 1884, et Nouv. recherches, p. 353, pl. 18, fig. 17, 1885.

nombre réduit dans le noyau primaire du sac embryonnaire de l'*A. fistulosum* [1].

Or, cette réduction de nombre apparaîtrait déjà, d'après **Ishikawa**, dans les cellules-mères primordiales, dont les noyaux présenteraient en outre le mode de division qualifié d'hétérotypique [2]. Une telle exception à la règle générale existe-t-elle réellement ?

En étudiant à ce point de vue l'*A. cepa*, **Mottier** [3] n'a jamais observé la réduction de nombre des chromosomes dans les cellules-mères primordiales ; elle ne se manifeste qu'au moment de la première bipartition des cellules-mères définitives. En outre, la division des premières ne présente pas les caractères de la mitose hétérotypique.

On me permettra d'ajouter qu'après avoir trouvé dans l'*A. siculum* un objet d'étude plus favorable que les précédents, j'étais arrivé, au moment où paraissait la note de **Mottier**, à la même conclusion que lui, en ce qui concerne l'absence de réduction numérique dans les cellules-mères primordiales. L'étude du *Naias* ne fait que confirmer ce résultat.

II. — Si la réduction numérique est nécessaire pour empêcher que le nombre des chromosomes ne devienne double à chaque fécondation, et si elle ne s'accompagne pas d'une disparition ou d'une élimination d'une partie des chromosomes, il faut pourtant que la masse de chromatine subisse aussi une réduction quantitative. Ce résultat est obtenu, chez les animaux, par la rapidité avec laquelle se produisent les deux divisions de maturation de la cellule-mère sexuelle, qui ne sont pas séparées par un stade

1. Ueber Kern-und Zelltheilung, p. 243, 1888.

2. Ainsi que M. **Poirault** l'a déjà fait remarquer (*Année biologique*, t. I, p. 48), on peut se demander pourquoi les botanistes surtout, à la suite de **Farmer** et **Moore**, assimilent à la division hétérotypique de **Flemming** la division du noyau des cellules-mères polliniques ou du sac embryonnaire. On sait, en effet, que, dans la mitose hétérotypique, telle qu'elle a été décrite par **Flemming**, les chromosomes ne subissent une seconde scission longitudinale *complète* qu'en *arrivant* aux pôles. Que la division nucléaire, dans les cellules en question, diffère de la mitose ordinaire, c'est certain ; mais elle diffère aussi de la division hétérotypique proprement dite de **Flemming**.

3. D. Mottier, Ueber die Chromosomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von *Allium* (*Bericht. der deutsch. Bot. Gesellsch.*, oct. 1897).

de repos. Après la seconde division, la cellule spermatique ou l'œuf ne renferme plus que la moitié de la quantité de chromatine contenu dans un noyau ordinaire au sortir de la division mitosique.

Au premier abord, il paraît en être de même chez les plantes, dans la cellule-mère définitive du pollen, dont les deux divisions se succèdent également avec rapidité. Toutefois, les choses ne sont pas aussi comparables qu'on pourrait le supposer, en ce sens que les deux divisions ne terminent pas le développement, puisque chacune des quatre cellules polliniques doit encore former deux cellules génératrices. Or, la formation de ces dernières est le plus souvent précédée d'une phase de repos variable, il est vrai, suivant les plantes, mais en tout cas largement suffisante, surtout dans les végétaux autres que le *Naias*, pour permettre à la nutrition d'augmenter la masse chromatique du noyau.

D'autre part, mes observations sur le sac embryonnaire du Lis montrent que les stades de repos qui s'écoulent entre les divisions successives du noyau primaire, lesquelles conduisent à la formation de la tétrade nucléaire supérieure qui donnera l'appareil sexuel, sont sensiblement plus longs que l'intervalle de temps qui s'écoule entre les deux bipartitions de la cellule-mère du pollen. On peut constater, d'ailleurs, que les noyaux sexuels qui occupent le sommet du sac présentent tous les caractères des noyaux au repos entre leurs divisions successives; ces intervalles de repos sont suffisants pour que les noyaux inférieurs du même sac arrivent, comme je l'ai montré, à doubler de volume et à présenter au moment de leur division, un nombre de chromosomes variable, et presque toujours plus élevé que celui dont ils avaient hérité [1].

La réduction quantitative ne peut donc s'expliquer ici par l'absence de stade de repos entre les divisions. Elle ne peut être rapportée qu'à une différence de nutrition, en relation avec le caractère propre à chacun des deux groupes nucléaires situés dans la même cellule. Le groupe inférieur, qui n'a aucun rôle à

1. Nouv. études sur la Fécondation, p. 187.

jouer dans la fécondation, ni dans la transmission des propriétés héréditaires, augmente seul sa teneur en chromatine.

Quoi qu'il en soit, si la façon dont la réduction quantitative se trouve réalisée chez les plantes ne comporte pas une explication aussi simple que chez les animaux, elle n'en doit pas moins accompagner la réduction numérique.

III. — Il nous reste maintenant à envisager la réduction qualitative.

Il n'en peut être question qu'autant que l'on suppose, ce qui n'est pas démontré objectivement, que les chromosomes diffèrent qualitativement les uns des autres; de plus, on doit admettre que chacun d'eux présente aussi des différences dans les divers points de sa longueur. Cette notion explique la raison d'être du dédoublement longitudinal.

Les « idantes » de **Weismann** seraient représentés, comme on sait, par les chromosomes, et les « ides » par les granulations ou microsomes chromatiques. Ce savant entend par « division de réduction » une division nucléaire s'effectuant de telle façon que le nombre des « ides » qui existaient dans le noyau au repos est réduit de moitié dans les noyaux-fils. Ce résultat ne peut être atteint que par une division transversale des chromosomes, puisque le dédoublement longitudinal ne change pas le nombre des microsomes du filament nucléaire.

La question est de savoir si une réduction qualitative de cette nature existe dans la formation des noyaux sexuels. On peut dire que, sur ce point, on est aussi peu d'accord pour les plantes que pour les animaux.

Il a été démontré, d'abord par mes recherches sur le sac pollinique et sur le nucelle du Lis, ensuite par d'autres observations, que la réduction numérique apparaît dans la cellule-mère définitive du pollen et dans celle du sac embryonnaire; le même fait a été constaté pour les cellules-mères des spores.

Dans un travail paru en 1895[1], **Strasburger**, reprenant les

1. E. Strasburger, Karyokinetische Probleme (*Pringsh. Jahrb.*, Bd XXVIII, p. 183, 1895).

observations publiées peu de temps auparavant par Belajeff[1] sur le mode de séparation des chromosomes au stade de la métakinèse, dans le *Larix* et le *Lilium*, arrivait aux résultats suivants, que je résume en les accompagnant d'un schéma qui les rendra plus faciles à comprendre.

A la *première division* de la cellule-mère pollinique, le chromosome, au stade de la plaque nucléaire, comprend d'abord deux moitiés parallèles accolées et provenant, comme on l'avait souvent constaté antérieurement, d'une scission longitudinale effectuée dès les prophases de la division (*Sch.* n° 1, *1*, *2*). Dans chacune de ces moitiés, il apparaît, au stade de la métakinèse, une nouvelle scission longitudinale, qui se fait dans un plan perpendiculaire à celui de la première : il en résulte donc deux paires de bâtonnets parallèles. Cette seconde scission longitudinale se produit pendant que les deux moitiés du chromosome primitif s'isolent l'une de l'autre pour se diriger vers les pôles du fuseau, mais elle reste incomplète (*3*, *3'*). Dans chaque moitié, elle commence à l'extrémité périphérique, pour s'avancer jusqu'à l'extrémité interne en contact avec les fils du fuseau ; les deux bâtonnets qui en dérivent, restant soudés ensemble à l'extrémité interne, forment un V à branches plus ou moins écartées (*4*, *4'*). Il y a par conséquent deux paires de bâtonnets en forme de V dont la pointe est tournée en sens inverse, et dont les branches, à un moment donné, ne sont plus en contact d'une paire à l'autre que par les extrémités périphériques : vu de face, l'ensemble de la figure présente alors la forme d'un rhombe (*4'*). Puis les deux V se séparent l'un de l'autre et se transportent aux pôles du fuseau pour former les deux nouveaux noyaux (*5*, *5'*). Pendant la reconstitution de ces derniers, les chromosomes se soudent par leurs extrémités libres pour reformer un filament nucléaire.

A la *seconde division*, le filament oriente ses replis de façon que leurs points de courbure se trouvent placés, les uns au voisinage des pôles, les autres à l'équateur du fuseau (*6*). La rupture s'effectue ensuite aux points de courbure voisins des pôles,

1. W. Belajeff, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen (*Flora, Ergänzungsband zum Jahrgang 1894*, p. 430).

tandis qu'elle n'a pas lieu à l'équateur (*7*); il en résulte des chromosomes à deux branches, dirigées parallèlement à l'axe du fuseau. Ces branches se rapprochent bientôt l'une de l'autre et présentent l'aspect d'un V (*7′*), ce qui donne à penser que les chromosomes ne sont autre chose que ceux qui s'étaient rendus aux pôles pendant la première division. On n'observe pas, en effet, de dédoublement longitudinal pendant les prophases de la seconde division : ce dédoublement serait représenté par la

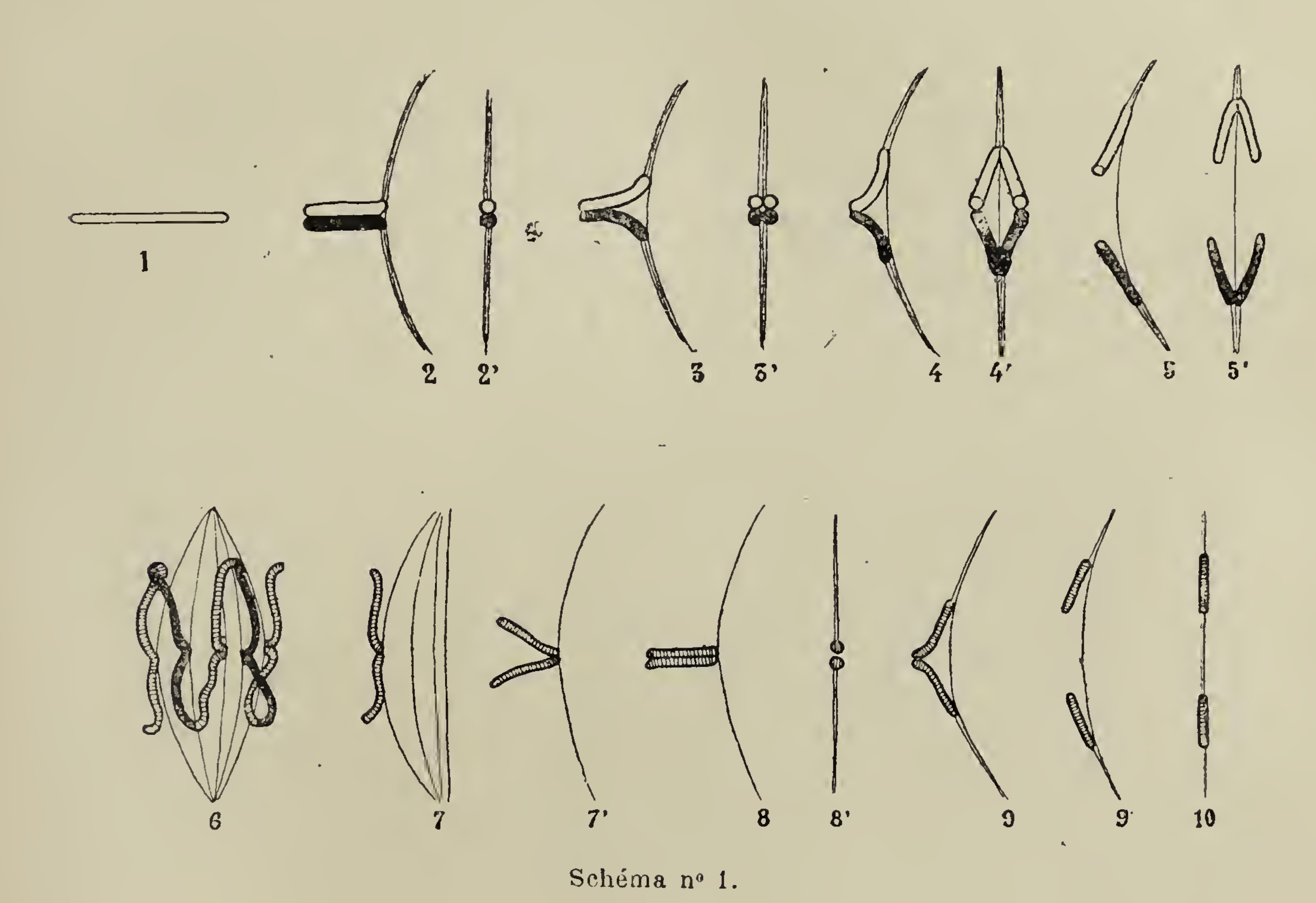


Schéma n° 1.

seconde scission longitudinale des chromosomes à la première division. Avant la métakinèse, les deux branches du V se rabattent l'une sur l'autre (*8*, *8′*), puis elles se séparent l'une de l'autre par leurs extrémités internes, pour s'isoler ensuite aux extrémités périphériques et se rendre aux pôles du fuseau (*9*, *9′*, *10*).

En somme, dans cette opinion, les chromosomes destinés aux quatre noyaux issus de la seconde bipartition nucléaire seraient formés dès la première division.

Cependant **Strasburger** arrivait bientôt à penser que, dans la première division, les phénomènes ne se passent peut-être pas comme on vient de le voir. L'aspect spécial des chromosomes du

Larix, au stade de la plaque nucléaire, ainsi que l'examen de préparations faites par **Mottier**, sur le *Lilium*, semblaient comporter une explication différente. D'autre part, dans un travail où leur attention se portait principalement sur cette première division, **Farmer** et **Moore**[1] avaient fait remarquer, sans y insister autrement, qu'il y a un dédoublement des chromosomes à la seconde division et que, par suite, cette dernière s'effectue comme dans les cellules végétatives. La question présentait des diffi-

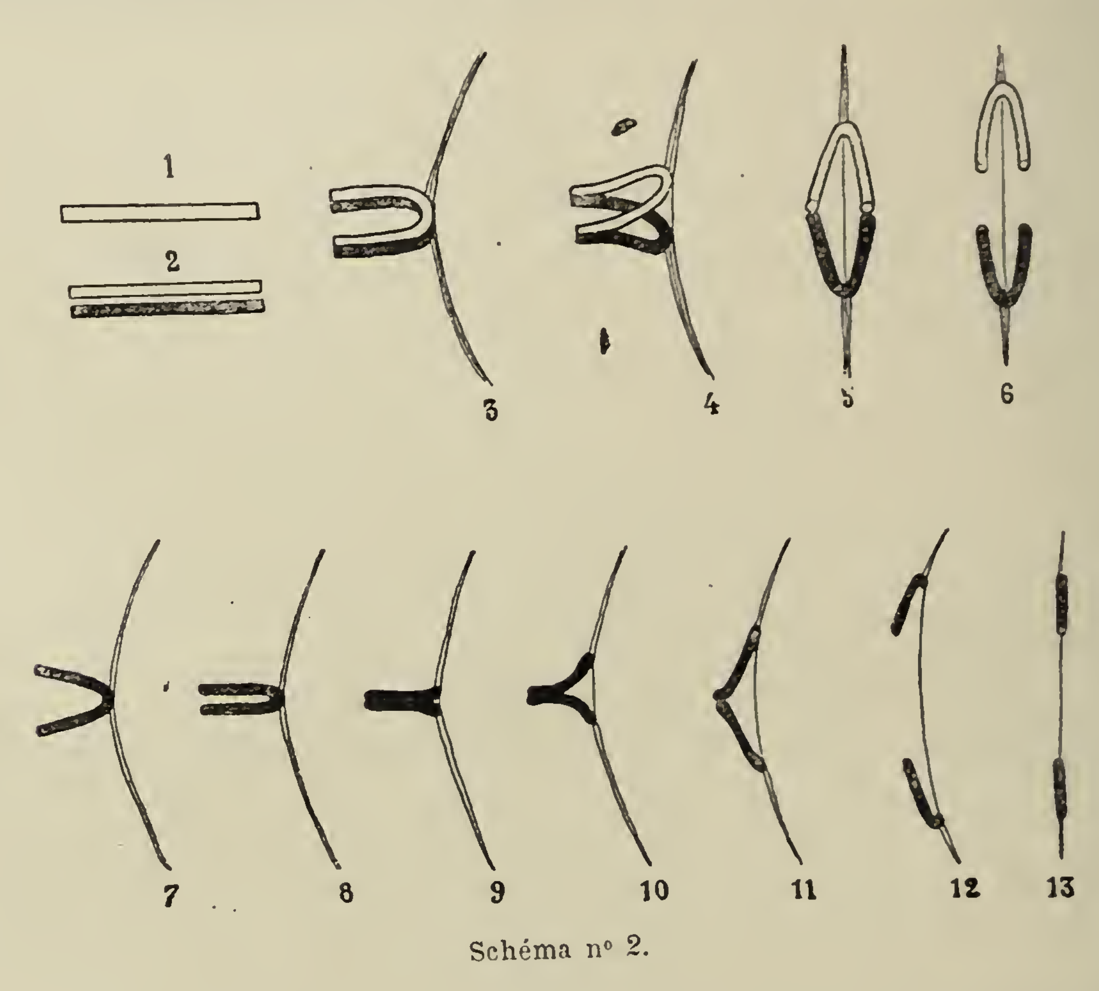


Schéma n° 2.

cultés spéciales. Finalement à la suite des observations de **Mottier**[2], **Strasburger**[3] adopta l'explication suivante :

Dans la *première division*, les chromosomes se composent d'abord de deux moitiés formées par un dédoublement longitudinal, qui commence dans le filament nucléaire et s'achève après la séparation de ces chromosomes (*Sch. n°* 2, *1*, *2*). En même temps qu'ils se raccourcissent, ils se courbent en prenant la forme d'un U (*3*); puis leurs deux moitiés se soudent plus

1. On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear divisions in Animals and Plants (*Anat. Anzeiger*, Bd. XI, 1895).

2. David M. Mottier, Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen, etc. (*Cytologische Studien aus dem Bonner Botanischen Institut*, p. 32, février 1897).

3. *Cytolog. Studien*, p. 244.

ou moins complètement, et les branches elles-mêmes de cet U double se rapprochent davantage et se soudent à leur tour (ces soudures ne sont pas figurées dans le schéma). Si la soudure s'étend sur toute la longueur des branches, le chromosome est droit, comme c'est le cas ordinaire pour le *Lilium*; si les deux extrémités des branches restent distinctes, il a la forme d'un Y, comme dans le *Larix*; si la soudure ne porte que sur les deux extrémités de l'U, on a une ellipse ou un anneau, comme on l'observe parfois dans le *Lilium* et souvent dans le *Podophyllum*. Les deux branches se tordent fréquemment l'une sur l'autre, ce qui complique la figure. Le chromosome est fixé sur les fils achromatiques du fuseau, de façon que l'une de ses moitiés se trouve d'un côté du plan équatorial et l'autre moitié de l'autre côté. Au moment de la métakinèse, la séparation des deux U, qui forment ces deux moitiés, commence au niveau de la courbure (*4*, *5*, *6*). En somme, cette première division, que l'on a cru devoir comparer à la division hétérotypique de **Flemming**, ressemble beaucoup, en réalité, à la division homotypique ordinaire.

Dans la *seconde division*, et c'est le fait important, les chromosomes n'offrent pas de dédoublement longitudinal [1]. Ils prennent la forme de V, dont les branches se rabattent l'une sur l'autre au stade de la plaque nucléaire (*7*, *8*); à la métakinèse, ils se coupent en travers à la pointe du V, et les deux moitiés se dirigent en sens inverse vers les pôles (*9*, *10*, *11*, *12*, *13*). Il en résulte par conséquent une division réductrice au sens de **Weismann**, puisque chaque V ne représente qu'un seul chromosome dont les branches, séparées de cette façon, doivent posséder, théoriquement du moins, des propriétés différentes.

Pour expliquer la réduction numérique des chromosomes dans les noyaux des cellules-mères sexuelles, **Strasburger** et d'autres auteurs avaient exprimé l'idée que chacun d'eux doit comprendre deux chromosomes végétatifs soudés bout à bout.

1. Dans le mémoire dont il est question ici, **Strasburger** a eu l'amabilité de faire mention (p. 243) d'une lettre dans laquelle je l'informais que de nouvelles recherches sur le Lis me permettaient de dire qu'il n'y a pas de dédoublement longitudinal des chromosomes à la seconde division de la cellule-mère pollinique.

Dans cette manière de voir, le schéma précédent peut être remplacé par le suivant (*Sch.* n° 3), dans lequel les fig. *1* à *4* correspondent à la première division et les fig. *5* à *8* à la seconde.

Ces résultats, au point de vue de l'existence de la division réductrice qualitative, étaient en accord avec ceux qu'on avait publiés de divers côtés sur les deux divisions de maturation des cellules sexuelles chez les animaux. Mais il n'en est plus de même si on les compare aux divisions qui s'effectuent dans le sac embryonnaire du Lis.

Ici, en effet, les divisions m'avaient toujours paru montrer le dédoublement longitudinal des chromosomes. Mlle **Sargant**[1] était

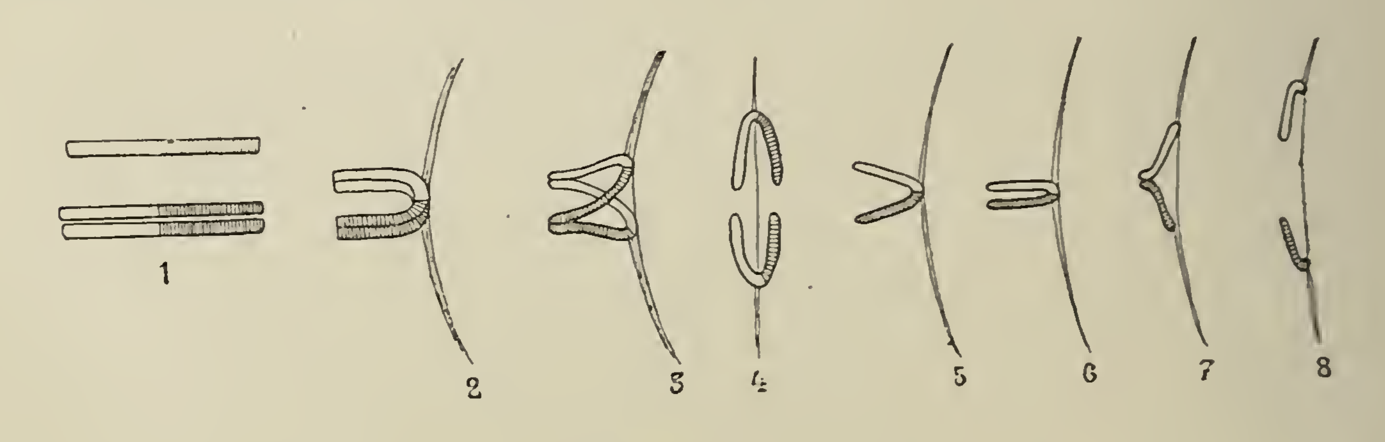


Schéma n° 3.

arrivée au même résultat, aussi bien pour le sac embryonnaire que pour les cellules-mères du pollen. Il est vrai que, pour diverses raisons, les phénomènes dont le sac embryonnaire est le siège ne sont pas tout à fait comparables à ceux qui se passent dans la cellule-mère pollinique, et l'on peut concevoir qu'il n'y ait pas similitude entre les divisions nucléaires.

Plus récemment, **Mottier**[2] ayant repris l'étude du sac embryonnaire de cette plante, arrivait de même à constater que le dédoublement longitudinal existe à chaque division qui s'y produit. Dès lors, en l'absence de toute division de réduction dans l'organe femelle, il se demandait si une telle division se rencontre réellement dans l'organe mâle. Ce fut là l'origine

1. The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*. I. Oogenesis, II. Spermatogenesis (*Ann. of Bot.*, vol. X, n° XXXIX, 1896 et vol. XI, n° XLII; 1897).
2. D. Mottier, Ueber das Verhalten der Kern bei der Entwickelung des Embryosacks, etc. (*Pringsh. Jahrb.*, 1897).

d'un nouveau travail publié sur le pollen peu de temps après, en collaboration avec **Strasburger** [1].

Les deux auteurs admettent d'abord que, dans la *première division* du noyau de la cellule-mère du pollen ou du sac embryonnaire, les chromosomes se comportent comme on l'a vu précédemment, c'est-à-dire que leurs deux moitiés, issues d'un dédoublement longitudinal précoce, se courbent sous la forme d'un U dont les branches se soudent, et que, au moment de la métakinèse, ces moitiés se séparent sous forme de V dirigeant leur pointe vers les pôles [2]. Mais, à la *seconde division*, ils affirment maintenant que le filament chromatique du noyau

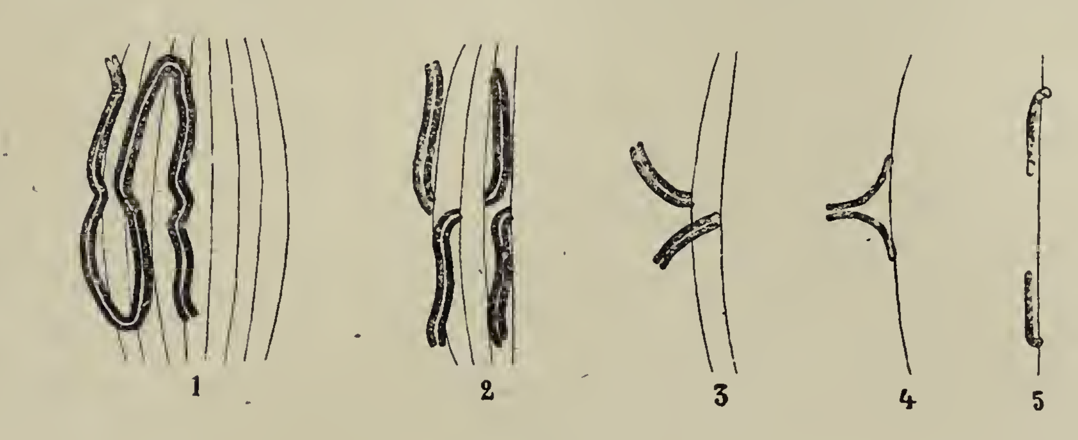


Schéma n° 4.

présente déjà un dédoublement longitudinal avant de se couper transversalement en chromosomes distincts (*Sch. n°* 4). Ce filament dispose ses replis dans la direction des fils achromatiques du fuseau, en formant des courbures au niveau des pôles et au niveau de l'équateur, et c'est aux points de courbure qu'il se coupe, aussi bien à l'équateur qu'au niveau des pôles. Les chromosomes ainsi formés se fixent aux fils du fuseau par leur extrémité équatoriale. Leurs deux moitiés accolées ne représentent donc pas les deux branches d'un U qui se seraient rapprochées, comme c'est le cas dans la première division.

1. Strasburger et Mottier, Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen (*Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.*, juin 1897).

2. Dans mes recherches parues en 1891, les réactifs employés pour fixer les éléments chromatiques étaient insuffisants et je n'ai pas reconnu le véritable mode de division des chromosomes. Bien que Mlle **Sargant** l'ait interprété depuis comme je l'avais fait, j'ai constaté que l'aspect des chromosomes, au moment de la métakinèse, est bien celui que décrivent **Strasburger** et **Mottier**. Mais je me sépare de ces observateurs en ce qui concerne la façon dont les chromosomes arrivent à donner cet aspect, que je rapporte, comme on le verra plus loin, à deux divisions longitudinales successives, et non à une seule division suivie d'une courbure médiane du chromosome dédoublé.

On saisit facilement la conséquence de cette différence : il n'y a pas de segmentation transversale à l'extrémité en contact avec les fils du fuseau et, par conséquent, pas de division réductrice au sens de Weismann.

Strasburger et Mottier sont amenés par là même à douter de l'exactitude des faits énoncés récemment par Calkins au sujet des Fougères. Les zoologistes qui ont observé, chez divers animaux, les chromosomes en tétrades ou groupes quaternes, admettent, comme on sait, que cette forme est en rapport avec la réduction. Calkins [1], l'ayant retrouvée dans les cellules-mères des spores chez les Fougères, est également d'avis que, dans ces plantes, la seconde division doit recevoir la même interprétation que chez les animaux en question.

Mais Stevens [2] vient tout récemment de combattre cette manière de voir, en étudiant à son tour les Fougères. A vrai dire, les figures de cet observateur ne sont pas plus démonstratives que celles de Calkins [3].

Au moment où paraissait la note de Strasburger et Mottier, visant spécialement la seconde division de la cellule-mère pollinique, M[lle] Sargant publiait de son côté un mémoire sur la formation des noyaux polliniques du *Lilium Martagon* [4], chez lequel elle avait déjà étudié, quelque temps auparavant, les divisions qui se produisent dans le sac embryonnaire [5].

A la *première division*, l'auteur constate que les chromosomes, nés par segmentation du filament nucléaire, sont formés chacun de deux moitiés accolées, plus ou moins tordues l'une sur l'autre, et provenant, comme on l'avait souvent observé, du dédoublement longitudinal précoce de ce filament. A un moment donné,

1. Gary N. Calkins, Chromatin-reduction and Tetrad-formation in Pteridophytes (*Contrib. from the Dep. of Bot. of Columbia Univers.*, n° 115, 1897).

2. William C. Stevens, Ueber Chromosomentheilung bei der Sporenbildung der Farne (*Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.*, nov. 1898).

3. Les chromosomes en tétrade, que j'ai signalés récemment dans les Nymphéacées, sont trop petits pour qu'on puisse savoir exactement comment ils dérivent du filament nucléaire primitif et de quelle façon ils se répartissent entre les noyaux pendant les deux divisions nucléaires. J'ai indiqué simplement, à ce sujet, l'opinion qui m'a paru le mieux concorder avec les faits observés (Les centres cinétiques chez les végétaux, p. 183 et suiv.).

4. Ethel Sargant, The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon* : II. Spermatogenesis (*Ann. of Bot.*, vol. 11, juin 1897).

5. Même recueil, p. 462, 1896.

chacune de ces moitiés offre deux séries de granules chromatiques, que la contraction progressive du chromosome rend bientôt indistinctes. M[lle] **Sargant** rapporte cet aspect à une seconde scission longitudinale, mais elle n'en fait pas ressortir les conséquences. La façon dont elle explique la séparation des moitiés constitutives de chaque chromosome, au stade de la métakinèse, peut être indiquée par le schéma suivant (*n*° 5) :

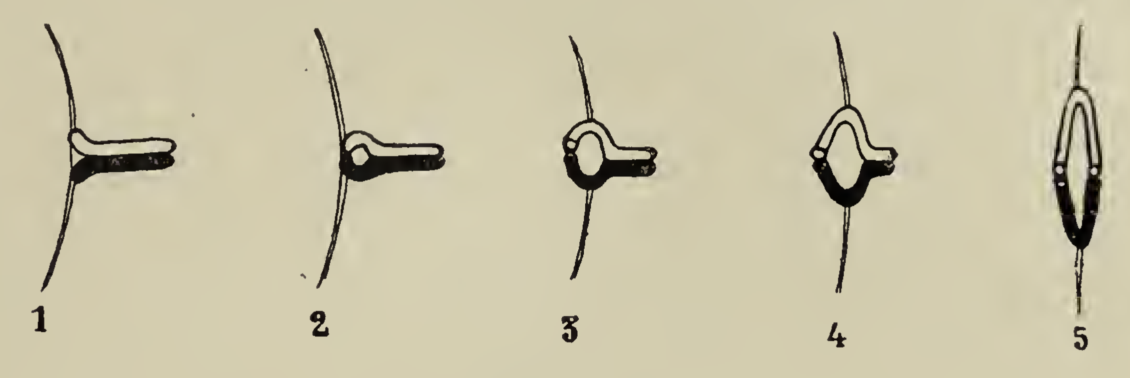


Schéma n° 5.

A la *seconde division*, les chromosomes présentent la forme en V qu'ils offraient au stade diaster de la première division; ils subissent un dédoublement longitudinal au stade de la métakinèse, et se dirigent avec la même forme aux pôles du fuseau.

Quelques semaines après que **Strasburger** et **Mottier** avaient fait connaître les résultats dont il a été question tout à l'heure, **Belajeff** [1], publiait une Note ayant pour but de montrer que la description qu'il avait donnée des chromosomes dans ses recherches antérieures n'avait pas été exactement interprétée par le premier de ces savants. Au commencement de cette année, il remettait en question, dans une nouvelle Note [2], les résultats de **Strasburger** et **Mottier.**

Belajeff pense que les contradictions dans la discussion actuelle proviennent de ce qu'on n'a pas suffisamment saisi les différences morphologiques présentées par les chromosomes pendant la division des noyaux végétatifs et pendant celle des noyaux sexuels.

Dans les noyaux végétatifs, les chromosomes se comporte-

1. W.-J. Belajeff, Einige Streitfagen in den Untersuchungen über die Karyokinese (*Ber. der deutsch. Bot. Gesellsch.*, juillet 1897).
2. W.-J. Belajeff, Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes. — Vorläufige Mittheilung (*Ber. der deutsch. bot. Gesellsch.*, mars 1898).

raient, en somme, d'après le schéma bien connu de Rabl [1]. Déjà dédoublés pendant la phase du peloton, ils sont formés de deux branches égales reliées par une courbure, qui s'appuie sur les fils achromatiques du fuseau, lesquels entraînent les deux moitiés de chaque chromosome en sens inverse vers les pôles.

Dans les noyaux sexuels, la forme des chromosomes est toute différente. A la *première division*, ils offrent l'aspect d'un V, d'un Y, ou d'un X, ce qui prouverait, d'après Belajeff, que chaque chromosome comprend, en réalité, deux chromosomes différents

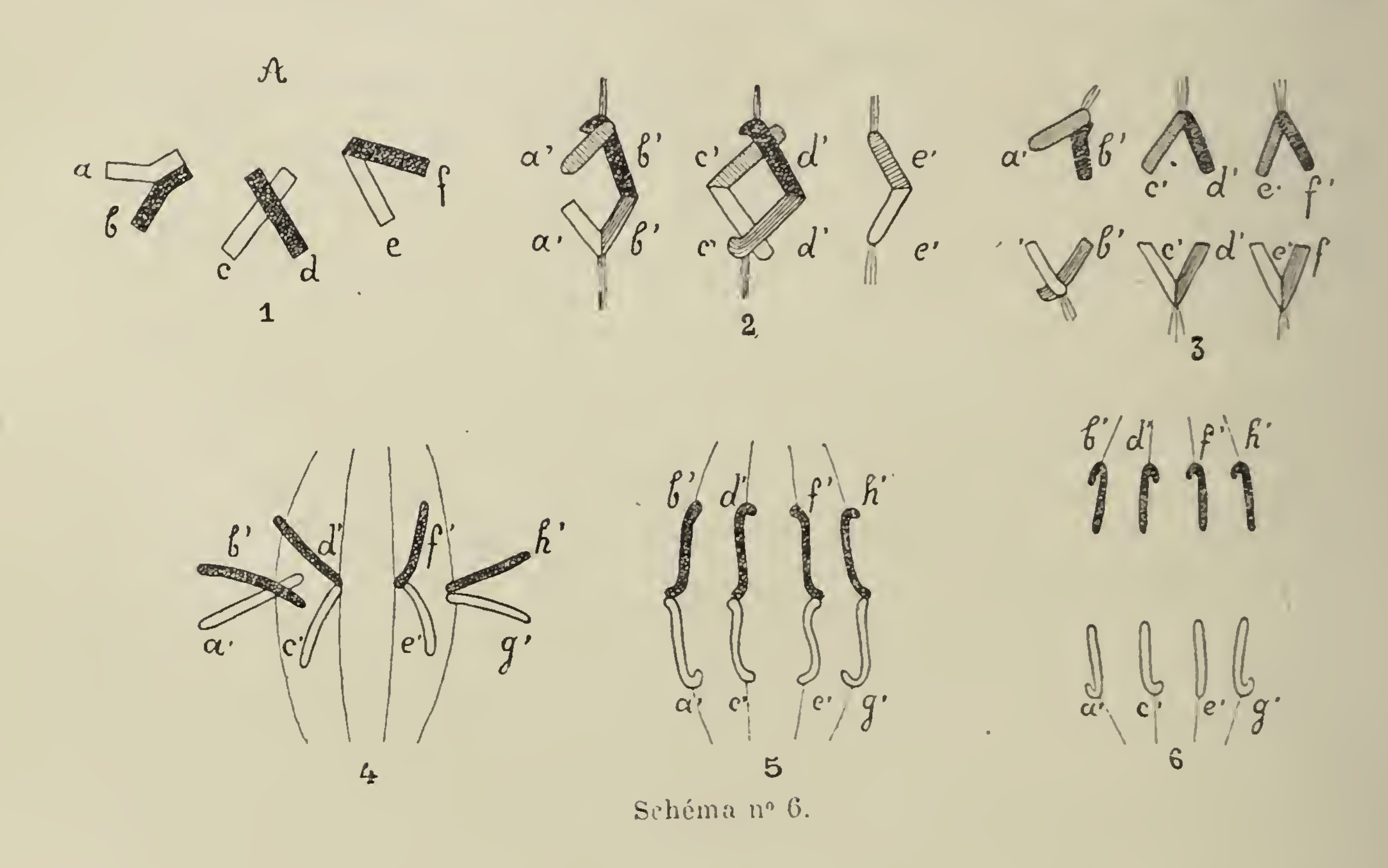


Schéma n° 6.

soudés ensemble : cette manière de voir concorde avec le fait que, dans cette division, qualifiée d'hétérotypique en raison de ses caractères particuliers, le nombre des chromosomes est réduit à la moitié du nombre observé dans les noyaux végétatifs. Ces chromosomes subissent également le dédoublement longitudinal au stade du spirème. Pour rendre plus facilement compte de la façon dont ils se comportent, j'emprunte à Belajeff les figures qu'il en donne, en y ajoutant des lettres (*Sch. n°* 6).

Quand les deux chromosomes se soudent tout à fait à l'une

1. A mon avis, ce schéma est loin d'être aussi général pour les noyaux végétatifs que le pense Belajeff. Les chromosomes ont souvent une branche plus longue que l'autre ou même sont simplement courbés en crochet. Les noyaux végétatifs ou les cellules-mères primordiales du *Naias* en fournissent précisément la preuve.

de leurs extrémités, la forme est celle d'un V; quand la soudure a lieu à quelque distance de l'extrémité et s'étend sur une certaine longueur, c'est celle d'un Y; quand ils se croisent, c'est celle d'un X (*1*). Les fils achromatiques s'insèrent à l'endroit de la soudure. Au stade de la plaque nucléaire, l'orientation des chromosomes est telle que les deux branches du V, ou les trois branches de l'Y, ou les quatre branches de l'X, se placent dans le plan équatorial (dans cette dernière forme, il y a deux branches courtes tournées vers le centre de figure, et deux branches longues dirigées vers l'extérieur).

Au moment de la métakinèse, les chromosomes secondaires (par exemple *a'b'* et *a'b'* dans la fig. *2*) se séparent d'abord l'un de l'autre à l'endroit où les fils achromatiques sont attachés sur eux, par conséquent au point de soudure des branches. En se dirigeant vers les pôles du fuseau, chacun d'eux, avec ses deux branches, conserve à peu près la forme du chromosome primitif (*2*, *3*). Il résulte de là que les deux branches d'un chromosome secondaire représentent également, comme celles d'un chromosome primaire, deux chromosomes différents soudés ensemble[1].

Comme les exemples étudiés jusqu'ici, tels que le *Lilium*, le *Fritillaria*, le *Larix*, ne se prêtent que fort mal à l'observation des phénomènes qui se passent à la *seconde division*, Belajeff a cherché et trouvé dans l'*Iris* un objet plus favorable. Il a vu alors les chromosomes réapparaître avec les formes mentionnées plus haut à la première division : ils comprennent donc encore deux branches soudées en V, en Y ou en X, représentant deux chromosomes différents. Seulement, comme il n'y a pas ici de dédoublement longitudinal au stade du peloton, ces branches, moitié moins épaisses que dans les chromosomes primaires, sont simples. Elles s'insèrent au niveau de leur point d'union

1. Le lecteur aura sans doute de la peine à comprendre comment les deux moitiés de chacun des bâtonnets *c* et *d*, qui constituent le chromosome primaire central en forme d'X dans la fig. 1, peuvent se séparer l'une de l'autre, de façon à former deux chromosomes secondaires comprenant chacun deux bâtonnets différents *c'* et *d'*. Le chromosome primaire résulte, en effet, d'après l'auteur, d'un *croisement* de deux bâtonnets doubles, *c* et *d*, l'un sur l'autre (*wenn sich zwei verbindende Segmentekreuzen, so entsteht eine X-förmige Figur*), et les fils achromatiques doivent s'insérer de chaque côté du point de soudure.

sur les fils du fuseau; mais, au lieu d'être disposées, comme les branches des chromosomes primaires, dans le plan équatorial, elles se placent l'une et l'autre suivant les méridiennes du fuseau (*4*). Au moment de la métakinèse, elles se séparent et s'éloignent l'une de l'autre sous forme de bâtonnets crochus à leur extrémité polaire (*5*, *6*).

Les caractères de cette seconde division sont donc tout différents de ceux de la première : ils rappellent entièrement ceux de la division réductrice, telle qu'elle est admise par les zoologistes partisans des idées de **Weismann**.

En effet, si l'on représente les chromosomes par les lettres *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, etc., le schéma de la division végétative, avec le dédoublement longitudinal de ses chromosomes, sera d'après **Belajeff**, le suivant :

$$\frac{a\ b\ c\ d\ e\ f,\ etc.}{a\ b\ c\ d\ e\ f,\ etc.}$$

Dans la première division de la cellule-mère pollinique, ou division hétérotypique, les chromosomes se soudent par paires et peuvent être représentés par $a + b$, $c + d$, $e + f$, etc., et leur division s'exprimera comme suit :

$$\frac{a+b}{a+b}\ \frac{c+d}{c+d}\ \frac{e+f,\ etc.}{e+f,\ etc.}$$

Enfin, la seconde division de la cellule-mère pollinique, dans laquelle les deux moitiés des chromosomes secondaires se séparent l'un de l'autre, sera représentée par le schéma :

$$\frac{a\ c\ e,\ etc.}{b\ d\ f,\ etc.}$$

Quant à la question de savoir si le groupement des chromosomes correspond ou non à celui qui précède, c'est ce que l'on ne peut décider. En tout cas, les noyaux formés à la suite de la division réductrice ne renferment pas des chromosomes identiques, ce qui peut fournir, dit **Belajeff**, l'explication matérielle des différences présentées par les descendants d'un même générateur.

Tel est, en résumé, l'état actuel de la question de la réduction chromatique chez les plantes. Les observations faites au même

point de vue chez les animaux ne sont pas plus concordantes. Bien qu'un récent mémoire de **Montgomery**[1] sur la question en renferme un exposé suffisamment complet, je crois pourtant nécessaire d'en rappeler les principales, ne serait-ce que pour y chercher un terme de comparaison avec le *Naias*.

Boveri[2] et **O. Hertwig**[3] ont reconnu que, chez l'*Ascaris*, la réduction chromatique a lieu de la même façon dans la spermatogenèse et l'ovogenèse. L'essence du phénomène consiste en ce que, les deux divisions de maturation se succèdant rapidement, sans phase de repos intermédiaire, les chromosomes qui proviennent de la première division se séparent, à la seconde division, sans avoir subi au préalable de dédoublement longitudinal. Le nombre des chromosomes et en même temps la quantité de nucléine se trouvent réduits de moitié dans les noyaux après la seconde division.

Complétant ces observations, **Brauer**[4] a décrit de la façon suivante les phénomènes constatés par lui au cours de la spermatogenèse dans l'*Ascaris megalocephala*.

Dans le type bivalent, dont les cellules somatiques possèdent, comme on sait, 4 chromosomes, les spermatogonies offrent d'abord, tout au début de la mitose, un filament unique, qui subit le dédoublement longitudinal et se coupe ensuite à deux reprises pour donner également 4 chromosomes; ceux-ci se comportent comme dans la division ordinaire des noyaux somatiques. La formation des spermatogonies est suivie d'une période de repos et d'accroissement, pendant laquelle **Brauer** n'admet pas la persistance des chromosomes en tant qu'individualités.

Dans le spermatocyte de premier ordre, le filament nucléaire subit *deux* dédoublements longitudinaux, qui paraissent être presque simultanés. Il se coupe ensuite transversalement en deux chromosomes, lesquels, par suite de la contraction qu'ils

1. Th. H. Montgomery, The Spermatogenesis in *Pentatoma* up to the Formation of the Spermatid (*Zool. Jahrb.*, nov. 1898).

2. Th. Boveri, Zellen-Studien (*Jenaische Zeitschr.*, 1887, 1888). — Befruchtung, in *Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch.*, 1891).

3. O. Hertwig, Vergleich der Ei-und Samenbildung bei Nematoden (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1892).

4. A. Brauer, Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala* (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1892).

subissent, présentent l'aspect de prismes à quatre faces, dont la longueur, au moment où ils se disposent en plaque nucléaire, est à peu près le double de la largeur. Leurs extrémités, vues de face, montrent quatre globules chromatiques distincts. Chaque chromosome comprend donc quatre bâtonnets chromatiques réunis par la linine du filament primitif.

O. Hertwig, qui n'avait pas vu les deux chromosomes se former par segmentation transversale du filament nucléaire, pensait que celui-ci fournit directement 8 bâtonnets distincts, qui se rapprochaient ensuite en deux groupes de quatre. Il considérait chaque bâtonnet comme un chromosome, et, par suite, le nombre des chromosomes du spermatocyte de premier ordre se trouvait être le double du nombre normal, c'est-à-dire 8 au lieu de 4 dans le type bivalent. Mais Brauer rapporte à un état pathologique les faits observés par O. Hertwig.

Dans le type univalent, le filament nucléaire du spermatocyte subit aussi les deux mêmes scissions longitudinales dans toute sa longueur, mais il ne se coupe pas en travers et, par conséquent, il n'y a qu'un seul chromosome, composé également de quatre bâtonnets.

Les phénomènes consécutifs à la formation des chromosomes se passent essentiellement suivant la description de O. Hertwig. Dans la *première division* du type bivalent, au stade de la plaque nucléaire, les bâtonnets, fortement raccourcis et disposés en tétrade dans chaque chromosome, se placent par paires de part et d'autre du plan équatorial du fuseau ; à la métakinèse, ces paires se séparent l'une de l'autre et se transportent aux pôles. Les nouveaux noyaux reçoivent donc chacun deux paires de bâtonnets. Dans la *seconde division*, qui succède à la première sans stade de repos intermédiaire, chaque paire de bâtonnets dispose l'un de ses éléments de part et d'autre du plan équatorial. Les noyaux reçoivent par conséquent chacun deux bâtonnets chromatiques seulement.

Le schéma des deux divisions de maturation peut donc être représenté comme suit :

$$a \qquad \begin{matrix} a \\ a \end{matrix} \qquad \begin{matrix} a\,a \\ a\,a \end{matrix} \qquad \frac{a\,a}{a\,a} \qquad \frac{a \mid a}{a \mid a}$$

Les quatre éléments d'un chromosome sont équivalents par le fait même des deux scissions longitudinales; les divisions sont toutes deux équationnelles. Il n'y a pas ici de division réductrice au sens de **Weismann**, mais simplement réduction de la masse chromatique.

La même conclusion se dégage des recherches de **Boveri** [1] sur d'autres animaux, tels que le *Carinaria mediterranea*, le *Sagitta bipunctata*, etc., et de celles de **Moore** [2] sur les Élasmobranches. Dans les ovocytes du *Carinaria*, par exemple, les chromosomes, au nombre de 16, sont égalements quadrivalents; chacun d'eux se compose de deux paires de bâtonnets chromatiques, souvent incurvées et rapprochées par leurs extrémités sous forme d'anneaux. Dans une espèce de *Tiara*, **Boveri** a vu de même, dans chacun des chromosomes, les quatre bâtonnets primitifs se transformer en sphérules et former une tétrade ou groupe quaterne. La répartition de ces éléments entre les noyaux successifs se fait de la même façon que dans l'*Ascaris*.

Plus récemment, **Meves** [3] a observé dans les spermatocytes de *Salamandra maculosa* des faits qui sont tout aussi peu favorables à l'hypothèse d'une division réductrice qualitative. La marche de la première division est hétérotypique, celle de la seconde homotypique, ainsi que **Flemming** l'avait découvert.

A la *première division*, le filament nucléaire du spermatocyte, au stade pelotonné, subit le dédoublement longitudinal, puis se coupe en 12 segments (au lieu de 24, comme dans la mitose des cellules somatiques); ces segments chromatiques ont la forme de cerceaux et sont fréquemment de longueur très inégale. Ils se placent parallèlement au fuseau et s'étirent en losange, de telle façon que chacune de leurs moitiés est tournée vers l'un des pôles et présente une forte courbure en son milieu; les deux moitiés de chaque segment restent encore unies par leurs extrémités équatoriales. La rupture de l'anneau se fait ensuite à l'équateur, et, quand les deux anses ainsi libérées arrivent

1. Th. Boveri, Zellen-Studien (*Jenaische Zeitschr.*, 1890).
2. J.-E.-S. Moore, On the Essential Similarity of the Process of Chromosome Reduction in Animals and Plants (*Ann. of Bot.*, vol. XXXV, 1895).
3. Fr. Meves, Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVIII).

aux pôles, elles subissent la seconde scission longitudinale constatée par **Flemming**. Au stade du dispirème, toute trace de cette scission longitudinale disparaît.

La *seconde division* succédant sans stade de repos à la première, les 12 chromosomes laissent voir de nouveau le dédoublement longitudinal qui s'était manifesté, pour devenir ensuite indistinct, dans la division hétérotypique précédente. Pendant la formation du fuseau, les bâtonnets jumeaux restent accolés, puis ils se séparent l'un de l'autre; on en compte 24 dans la plaque nucléaire, et chaque noyau en reçoit 12.

Les deux divisions de maturation sont donc équationnelles; dans l'une comme dans l'autre, des chromosomes équivalents, identiques, se rendent aux pôles. La réduction numérique ne s'accompagne que d'une réduction quantitative de la masse chromatique.

Les recherches zoologiques pourraient encore fournir d'autres arguments plus ou moins probants en faveur de l'opinion qui précède; mais j'arrive à celles qui ont conduit à une manière de voir toute différente. Elles sont dues surtout à **vom Rath**, **Rückert** et **Häcker**; il suffira d'en indiquer le résultat essentiel en prenant pour exemple le *Canthocamptus staphylinus*, chez lequel **Häcker** [1] a étudié avec soin la maturation de l'œuf.

L'auteur constate d'abord que, contrairement à ce qui se passe d'ordinaire, les noyaux des cellules-mères primordiales ou ovogonies, à la fin des divisions qui leur donnent naissance, présentent déjà les métamorphoses que l'on remarque au début de la mitose des ovocytes. Ces noyaux, en effet, qui deviendront les vésicules embryonnaires, ne se reconstituent pas avec les caractères de l'état quiescent, mais demeurent à l'état de filament pelotonné offrant le dédoublement longitudinal, qui prépare les deux divisions de maturation. Ce dédoublement précoce serait une réminiscence phylogénétique des formes dans lesquelles, l'accroissement et la production du vitellus de l'œuf étant beaucoup moindres, la division des cellules-mères primordiales

1. Häcker, Die Vorstadien der Eireifung (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLV, 1895) — The Reduction of the Sexual Cells as described by Botanist : A Reply to Professor Strasburger (*Ann. of Bot.*, vol. IX).

et les deux divisions de maturation se succédaient sans interruption.

Au moment où l'ovocyte entre en division, le filament chromatique dédoublé peut se comporter de deux façons différentes.

Ou bien il se coupe d'abord en 12 paires de bâtonnets qui subissent ensuite une nouvelle segmentation, ce qui donne un groupement en tétrade, ayant pour formule $\frac{ab}{ab}$. Les segments ne se transforment en sphérules que peu de temps avant la métakinèse. Ce premier mode de formation des tétrades est identique à celui que **Rückert** avait décrit dans le *Cyclops strenuus* [1].

Ou bien le filament se coupe en deux tronçons allongés, qui subissent ensuite des segmentations successives, conduisant finalement à la formation des tétrades.

La formation de ces groupes quaternes offre des modifications intéressantes chez d'autres animaux. Par exemple, dans les spermatocytes du *Gryllotalpa* et d'un Copépode marin du genre *Euchœta*, étudié par **vom Rath** [2], et dans les ovocytes d'autres Copépodes du même groupe, l'*Heterocope* et le *Diaptomus*, observés par **Rückert** [3], les deux bâtonnets parallèles de chaque segment s'écartent d'abord l'un de l'autre en se soudant à leurs extrémités de manière à former un anneau; puis ils se coupent chacun en deux, et les tétrades se différencient ensuite comme précédemment.

Ailleurs, la production des tétrades a lieu par formation angulaire : les deux bâtonnets parallèles subissent une inflexion angulaire à l'endroit où ils se couperont plus tard transversalement; une rupture se fait ensuite au niveau de l'angle, et il en résulte quatre bâtonnets droits, réunis par paires en un seul faisceau, ou courbés et disposés de façon à figurer des formations pseudo-annulaires. C'est ce qu'on peut observer dans le *Canthocamptus* et le *Carinaria*.

1. J. Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden (*Anat. Hefte*, Bd. IV, 1894).
2. Vom Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XL, 1892).
3. Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden (*Anat. Hefte*, 1894).

La destinée ultérieure des tétrades $\frac{ab}{ab}$ est commandée par la position qu'elles prennent à l'équateur du fuseau. Dans la *première division*, les deux groupes binaires *ab* se rendent en sens inverse vers les pôles. Dans la *seconde division*, chaque groupe binaire dispose l'un de ses éléments d'un côté du plan équatorial et l'autre de l'autre côté; puis *a* se sépare de *b*, et chaque unité se rend au pôle correspondant. Cette dernière division se fait donc sans dédoublement longitudinal et par simple séparation transversale.

On voit par conséquent que, dans ces exemples, les deux divisions de maturation ne sont pas préparées, comme chez l'*Ascaris*, par une double scission longitudinale, mais par une seule; la seconde division se fait de telle façon que deux éléments *a* et *b*, situés bout à bout dans le filament chromatique initial, se distribuent chacun séparément aux deux noyaux-fils.

Le nombre normal des chromosomes ou « idantes » qui se succèdent dans le filament nucléaire étant de 24, la formule sera, après le dédoublement longitudinal précoce :

$$\frac{abcd\ .....}{abcd\ .....}$$

Quand la première division du spermatocyte ou de l'ovocyte commence, le filament se coupant en 12 segments doubles, le schéma devient :

$$\frac{ab}{ab},\ \frac{cd}{cd},\ \text{etc.}$$

La réduction du nombre de chromosomes, dans ces cellules germinatives, provient de ce que deux segments restent unis bout à bout, tandis que, dans les cellules végétatives, les 24 chromosomes deviennent libres. Il n'y a pas, en réalité, de réduction numérique véritable, mais une « réduction apparente » ou une « pseudo-réduction ».

La disjonction des quatre éléments de chaque tétrade a lieu de la façon suivante :

$$1^{re}\ \text{division} \left\{ \begin{array}{c} ab \\ \updownarrow \\ ab \end{array} \right. ,\qquad 2^{e}\ \text{division} \left\{ \begin{array}{c} a \\ \updownarrow \\ b \end{array} \right.$$

Par conséquent, la première division est équationnelle, la seconde réductionnelle au sens de **Weismann**, puisque, dans celle-ci, les idantes qui se séparent ne sont pas identiques. Les spermatides formée n'auront donc pas toutes la même qualité, et il en sera de même pour l'œuf comparé au deuxième globule polaire, car l'un contiendra l'élément *a* et l'autre l'élément *b*.

Sans rappeler l'interprétation toute différente que **Henking** [1] a donnée pour les deux divisions de maturation du *Pyrrochoris*, je mentionnerai encore l'opinion de **Wilcox** [2] sur l'origine et la destinée des tétrades dans les spermatocytes du *Caloptenus femur-rubrum* et du *Cicada tibicen.*

Cet observateur admet que le filament nucléaire comprend 24 éléments chromatiques et ne subit pas de dédoublement longitudinal. Ce filament se coupe en 12 tronçons, comprenant chacun deux éléments chromatiques réunis en forme d'haltère; les tronçons ou segments voisins se groupent deux à deux, de façon à donner des tétrades dont la formule serait, par exemple : $\frac{ab}{cd}$. La première division pourrait être représentée par $\frac{a|b}{c|d}$ ou par $\frac{ab}{cd}$, et la seconde par $\frac{a|b}{c|d}$ ou $\frac{c|d}{a|b}$.

Les deux divisions de maturation seraient donc deux divisions de réduction au sens de **Weismann**, puisqu'elles séparent chaque fois des idantes *a*, *b*, *c*, *d* non identiques.

Les opinions qui viennent d'être mentionnées sont, comme on le voit, des plus contradictoires. Comme les divergences qu'elles présentent ne semblent pourtant pas pouvoir être imputées uniquement à des erreurs d'observation, **Montgomery** [3] en arrive à penser que le mode de division des chromosomes n'a peut-être pas de valeur théorique particulière : il pourrait être fonction de leur forme, les chromosomes minces et longs étant plus susceptibles de subir la scission longitudinale que les

1. H. Henking, Unters. über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten (*Zeitschrift f. wissensch. Zoologie*, Bd. LI, 1891).

2. E.-V. Wilcox, Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen* (*Bull. of the Museum of comparative Zoology at Harward College*, vol. XXVII, n° 1. 1895).

3. Montgomery, The Spermatogenesis in *Pentatoma*, etc., p. 77.

chromosomes gros et courts, chez lesquels on rencontrerait de préférence la division transversale. Mais, en présence de l'uniformité si générale de la division dans les noyaux végétatifs des animaux et des plantes, on pensera sans doute qu'une aussi grande variabilité dans celle des noyaux sexuels mérite encore d'être plus solidement établie.

Il me reste maintenant, pour conclure, à préciser les analogies et les différences qui existent entre telle ou telle des opinions qui viennent d'être mentionnées et les faits observés dans le *Naias*.

Strasburger et **Mottier** admettent à présent, comme on l'a vu, que, dans le *Lilium*, chaque chromosome, aussitôt après le dédoublement longitudinal et la segmentation du filament nucléaire, se replie sous la forme d'un V ou d'un U, dont les branches s'accoleront plus tard l'une à l'autre. La courbure peut rester visible ou bien devenir méconnaissable. Mais il y a aussi des cas où, d'après **Mottier** [1], « les chromosomes paraissent interrompus au point de courbure, d'où il résulte qu'on a sous les yeux l'aspect de deux bâtonnets accolés parallèlement ».

Cette remarque offre un intérêt particulier, car, à mon sens, le fait en question ne doit pas être considéré comme exceptionnel : il représente, au contraire, l'état en quelque sorte typique des chromosomes au stade considéré. Souvent, en effet, dans le *Naias*, même à une phase avancée de la contraction, les chromosomes se montrent formés de deux bâtonnets parfaitement libres à leurs deux extrémités (fig. 18). Quand on a sous les yeux deux bâtonnets parallèles réunis par une courbure, ce n'est pas, à mon avis, parce que le chromosome s'est replié en son milieu et a rapproché ses deux branches, mais parce qu'il y a eu soudure entre les extrémités primitivement libres, soit à l'un des bouts, soit aux deux bouts du chromosome. Il est certain que cette soudure s'observe dans un grand nombre de cas et que le chromosome n'offre souvent ses bâtonnets distincts l'un

1. Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in Pollenmutterzellen (*Pringsh. Jahrb.*, Bd. XXX, p. 186), et *Cytolog. Stud.*, p. 32.

de l'autre qu'à l'un des bouts; mais, le fait qu'on peut aussi les trouver séparés aux deux bouts sans que rien ne fasse supposer que cette séparation soit accidentelle, a une importance spéciale. Il conduit à une explication toute différente de celle de **Strasburger** et **Mottier** sur la façon dont les chromosomes se comportent après la segmentation du filament nucléaire.

La manière de voir de ces auteurs soulève d'ailleurs une autre objection. Il ressort, en effet, de la description et des figures qu'ils donnent du repliement du chromosome (voir le schéma n° 2) que les deux extrémités de celui-ci, d'abord libres, viennent ensuite se juxtaposer, de façon que les deux branches ont la même longueur. Or, il me paraît assez difficile d'expliquer la raison pour laquelle la courbure se ferait à égale distance des deux bouts du chromosome, plutôt qu'à un point variable de sa longueur. Après ce repliement, on devrait trouver, tout au moins dans un certain nombre de cas, des chromosomes avec les bouts plus ou moins distants l'un de l'autre, par suite de l'inégalité de longueur des deux branches.

Au contraire, si, comme je le pense, le chromosome ne se replie pas en forme de V ou d'U, mais reste droit, ou à peu près, la justaposition des extrémités doit nécessairement exister, puisque la contraction et le raccourcissement s'exercent d'une façon égale sur les parties constitutives du chromosome. J'ai cherché avec soin, dès la phase de segmentation du filament nucléaire, à voir le repliement dont il s'agit, mais je n'ai pu y parvenir.

Les résultats de **Belajeff** sont également en opposition avec ceux qui précèdent. Pour cet observateur, en effet, les deux branches, que **Strasburger** et **Mottier** considèrent comme appartenant à un même chromosome, représentent au contraire deux chromosomes différents, qui se soudent en V, en Y ou en X. En admettant que les deux premières formes puissent provenir du repliement d'un chromosome unique, il n'en est plus de même pour la troisième.

Je pense aussi, comme **Belajeff**, que les deux bâtonnets, soudés en V, en Y ou en X, sont formés chacun de deux moitiés parallèles qui proviennent d'un dédoublement longitudinal et restent

soudées ensemble jusqu'à la métakinèse; mais je suis d'un avis différent quant à leur origine. D'après **Belajeff**, la réduction numérique des chromosomes, dans les noyaux sexuels, proviendrait de ce que les chromosomes des noyaux végétatifs s'associent deux à deux pour former les figures caractéristiques en V, en Y ou en X, que l'on observe en particulier dans le *Lilium* et le *Larix* : ce serait, en somme, une pseudo-réduction, comparable à celle qui est admise par **Rückert** et **Häcker**.

Les phénomènes observés dans le *Naias* conduisent, au contraire, à cette opinion, que la segmentation du filament nucléaire de la cellule-mère pollinique donne d'emblée 6 chromosomes seulement au lieu de 12. Les deux moitiés parallèles que l'on remarque dans chacun d'eux, dès l'origine, proviennent d'une première scission longitudinale, qui se produit dans le filament nucléaire au stade du peloton. Un peu plus tard, lorsque les chromosomes commencent à se raccourcir, une seconde scission longitudinale se prépare dans chaque moitié par l'apparition de deux séries de granulations chromatiques; mais elle ne porte pas sur le substratum de linine qui renferme les granulations : elle devient même rapidement méconnaissable par suite des progrès de la contraction, et c'est seulement au stade de la métakinèse qu'elle se manifeste complètement. Par contre, les deux moitiés primitives de chaque chromosome restent distinctes beaucoup plus longtemps et peuvent souvent être reconnues jusqu'au stade de la plaque nucléaire. Ces deux moitiés sont presque toujours accolées parallèlement; rarement elles forment un V ou un Y, plus rarement encore un X. Par conséquent, à part des différences d'ordre secondaire, les choses se passent dans le *Naias* comme dans l'*Ascaris*, d'après les observations de **Brauer**.

Plusieurs auteurs, à l'exemple de **Strasburger**, expliquent la réduction numérique des chromosomes dans la cellule-mère pollinique en supposant que les segments chromatiques des noyaux végétatifs restent soudés par deux bout à bout. Cette hypothèse implique l'individualité des chromosomes dans toutes les phases de la vie du noyau; elle trouve un point d'appui dans les observations de **Rückert** et **Häcker**. L'opinion

de **Belajeff** sur le mode de formation des chromosomes dans la cellule-mère pollinique dérive aussi de la même conception. Mais, malgré sa vraisemblance et la facilité avec laquelle elle permet d'expliquer la réduction numérique, elle ne repose encore, chez les plantes, sur aucun fait d'observation suffisamment positif et se trouve en contradiction avec les résultats de **Brauer** sur l'*Acaris* et les miens sur le *Naias*.

Dans les deux cas, les deux divisions de la cellule-mère germinative sont préparées dès les prophases de la première division. Les chromosomes primaires, au nombre de 6 dans le *Naias*, deviennent quadruples et comprennent chacun deux paires de bâtonnets chromatiques. A la *première division*, les deux paires de bâtonnets de chaque chromosome primaire s'orientent dans la plaque nucléaire de part et d'autre du plan équatorial, puis elles se séparent pour se rendre en sens inverse vers les pôles. Pendant cette séparation et ce transport, les deux bâtonnets de chaque paire ou chromosome secondaire restent soudés par leurs extrémités polaires. A la *seconde division*, les deux bâtonnets du chromosome secondaire se disposent de la même façon à l'équateur du fuseau, pour s'isoler ensuite l'un de l'autre au point de soudure. Les quatre noyaux formés de la sorte reçoivent donc chacun 6 bâtonnets chromatiques simples.

Les choses se passent, en somme, comme dans les fig. *1* à *5'* et *7* à *10* du schéma n° 1 (p. 483), ou comme dans celui de **Brauer** pour l'*Ascaris*.

Les mêmes caractères essentiels se rencontrent dans la formation des spores de certaines Hépatiques, telles que le *Pallavicinia decipiens*. **Farmer**[1] a constaté, en effet, que dans cette plante, le noyau de la cellule-mère fournit d'abord 4 chromosomes, qui, par deux scissions longitudinales successives, donnent 16 chromosomes petits-fils. Dans cette espèce, les quatre spores se forment simultanément, et leurs noyaux reçoivent chacun 4 chromosomes. Le nombre définitif des chromosomes se trouve, ici aussi, réalisé dès les prophases de la

1. J.-B. Farmer, Studies on Hepaticæ. On *Pallavicinia decipiens* (*Ann. of Bot.*, vol. VIII, 1894, p. 64). — On the Spore-Formation and Nuclear-Division in the Hepaticæ (*Ann. of Bot.*, vol. IX, 1895, p. 469).

division de la cellule-mère. L'auteur compare à juste titre leur mode de formation à celui que **Brauer** a décrit dans l'*Ascaris*; et, comme ils sont équivalents, il ne croit pas non plus à l'existence de la division réductrice au sens de **Weismann**.

La même conclusion se dégage également des recherches de **Meves** sur les spermatocytes de la Salamandre. Seulement, ici, les deux scissions longitudinales des chromosomes primaires ne s'effectuent pas l'une et l'autre dès les prophases de la première division. Nous avons vu, en effet, que la seconde scission n'a lieu qu'après la métakinèse, pendant les anaphases. Cette modification n'a qu'une importance secondaire.

On saisit facilement la différence qui existe entre l'interprétation fondée sur le *Naias* ou l'*Ascaris* et celle de **Belajeff**, si l'on se rappelle que, pour cet observateur, les chromosomes primaires de la cellule-mère pollinique sont formés de deux moitiés qui représenteraient en réalité deux chromosomes végétatifs supposés différents par leurs propriétés. Chaque moitié comprend elle-même deux bâtonnets soudés. Ce chromosome est donc également quadruple, mais les deux paires de bâtonnets diffèrent l'une de l'autre; et comme chacune d'elles fournit un de ses bâtonnets au chromosome secondaire, il en résulte que les noyaux, issus de la première division, sont formés chacun, à part égale, de bâtonnets doués de propriétés différentes. Les deux bâtonnets différents, qui composent chaque chromosome secondaire, restent d'ailleurs, comme les bâtonnets semblables dans le *Naias*, soudés par leurs extrémités polaires.

Si l'on fait abstraction de cette divergence de vues, qui a sa source dans la façon d'expliquer l'origine des chromosomes primaires, on verra maintenant que la seconde division se produit essentiellement de la même manière dans le *Naias* et dans l'*Iris* étudié par **Belajeff**.

En effet, par suite de l'absence de stade de repos après la première division, les chromosomes secondaires réapparaissent avec leurs deux bâtonnets soudés par une de leurs extrémités et plus ou moins rapprochés l'un de l'autre. Ils ne subissent pas de dédoublement longitudinal. Au stade de la métakinèse, les deux bâtonnets se séparent l'un de l'autre, et chacun d'eux,

représentant un chromosome tertiaire, se dirige en sens inverse vers le pôle correspondant.

Mais les chromosomes qui forment ainsi les quatre noyaux issus de la seconde division, dans le *Naias*, sont équivalents, et non différents comme dans la manière de voir de **Belajeff**. Je puis ajouter que la seconde division s'effectue de la même façon dans les cellules-mères polliniques du *Lilium*.

Par conséquent, cette seconde division a simplement pour objet de distribuer à part égale entre les quatre noyaux sexuels auxquels elle donne naissance les chromosomes déjà formés pendant la première division ; elle diminue de moitié la quantité de nucléine qu'ils reçoivent, comparée à celle que possèdent les noyaux végétatifs au sortir de la mitose ordinaire ; mais, pas plus que la première division, elle n'est réductrice au point de vue qualitatif, et les quatre noyaux sont équivalents sous le rapport des propriétés héréditaires.

Décembre 1898.

Explication des planches.

PLANCHE XIX.

Toutes les figures sont au grossissement de 640 (sauf fig. 18, 32 et 33, dont le gross. est de 750).

FIG. 1. — *Cellules-mères primordiales* de l'anthère, au début des prophases de la division. L'un des noyaux offre déjà le dédoublement longitudinal dans son filament chromatique.

FIG. 2. — Les segments chromatiques sont devenus distincts.

Fig. 3 et 4. — Contractions et épaississement des segments, au nombre, de 12, de longueur inégale. Le nucléole existe encore, mais est devenu moins colorable. Entre les chromosomes, on aperçoit des fils achromatiques délicats et granuleux.

FIG. 5 et 6. — Formation du fuseau et de la plaque nucléaire.

FIG. 7. — Plaque nucléaire vue par le pôle du fuseau, quelque temps avant la métakinèse.

FIG. 8 et 9. — Fuseaux un peu plus âgés, avec leurs plaques nucléaires.

FIG. 10. — Fuseau vu par l'un des pôles, dans une direction oblique. On compte facilement les 12 chromosomes, dont plusieurs laissent apercevoir leurs deux moitiés constitutives.

Fig. 11. — Fuseau au moment où va commencer la métakinèse. Dans chaque chromosome, les moitiés sont distinctes et sensiblement rectilignes.

Fig. 12. — Plaque nucléaire vue par le pôle, peu de temps avant la métakinèse.

Fig. 13. — Un stade consécutif à la métakinèse.

Fig. 14. — *Cellule-mère définitive* de l'anthère au stade du peloton nucléaire. On distingue déjà le dédoublement longitudinal dans le filament nucléaire. La structure filaire du cytoplasme est manifeste.

Fig. 15. — Le noyau offre des segments chromatiques libres, formés chacun de deux files de granulations, plus ou moins écartées l'une de l'autre et plus ou moins tordues l'une sur l'autre. Cytoplasme nettement fibrillaire.

Fig. 16. — Segments ou chromosomes plus contractés et de longueur inégale, reliés les uns aux autres par quelques fils achromatiques granuleux. Dans le cytoplasme se trouve un groupe de granules de volume variable, présentant les caractères des matières albuminoïdes.

Fig. 17. — Stade plus avancé; les 6 chromosomes sont bien distincts, de longueur très inégale. Dans chacun d'eux, les deux moitiés plus ou moins parallèles présentent des granulations chromatiques très fines, dont la disposition n'est plus unisériée comme aux stades antérieurs. Le nucléole a diminué de grosseur.

Fig. 18. — Elle représente quatre chromosomes sous des aspects divers. Dans trois d'entre eux, les deux moitiés sont distinctes à leurs extrémités; dans le quatrième, elles sont soudées à l'une des extrémités. Dans chacune des moitiés d'un même chromosome, on aperçoit plus ou moins nettement deux séries de granules chromatiques, formées par un second dédoublement longitudinal.

Fig. 19. — Les chromosomes, beaucoup plus raccourcis, ne laissent voir que leurs deux moitiés, plus ou moins soudées ensemble et dans lesquelles les deux séries granuleuses ne sont plus visibles. Cytoplasme fibrillaire, condensé en une couche feutrée au contact du noyau. Fils achromatiques intra-nucléaires.

Fig. 20. — Apparition de l'un des pôles du fuseau, dont les fils se différencient à partir d'un petit amas de substance plus condensée, situé auprès de la membrane nucléaire en voie de résorption.

Fig. 21. — Stade un peu plus avancé que le précédent. La membrane nucléaire a disparu au voisinage du pôle, d'où partent des fils achromatiques rectilignes; du côté opposé, les fils achromatiques intra-nucléaires ont encore une disposition irrégulière. Les chromosomes sont accolés les uns aux autres; le nucléole est à moitié résorbé.

Fig. 22. — Fuseau nucléaire tripolaire, avec corpuscules polaires très petits, mais distincts. Dans le cytoplasme, il existe quelques globules plasmiques irréguliers en voie de disparition.

Fig. 23. — Fuseau tripolaire, entourant les chromosomes et le reste du nucléole.

Fig. 24. — Autre figure tripolaire, se transformant en fuseau bipolaire.

Fig. 25. — Fuseau présentant trois pôles, dont deux très rapprochés l'un

de l'autre. Les chromosomes sont en contact, par leur bout interne, avec des faisceaux de fils distincts.

Fig. 26. — Fuseau bipolaire, avec chromososes isolés les uns des autres; l'un d'eux, à gauche, a ses deux moitiés écartées, sauf à l'extrémité périphérique. Granules plasmiques dans le cytoplasme.

Fig. 27. — Fuseau adulte, avec plaque nucléaire offrant l'aspect le plus ordinaire. Chaque chromosome a ses deux moitiés adhérentes, à leur extrémité interne, aux faisceaux de fils qui les entraîneront plus tard vers les pôles. En dehors de ces faisceaux de fils discontinus à l'équateur, les autres fils achromatiques entourent les chromosomes et semblent s'anastomoser plus ou moins nettement les uns avec les autres.

Fig. 28. — Forme de fuseau très fréquente, très peu de temps avant la métakinèse, avec légère courbure à ses extrémités. Le cytoplasme renferme des granulations à réactions nucléolaires.

Fig. 29 et 30. — Plaques nucléaires vues par le pôle, quelque temps avant la métakinèse.

Fig. 31. — Commencement de la métakinèse.

Fig. 32. — Chromosome montrant ses deux moitiés de profil, à l'extrémité desquelles sont fixés les faisceaux de fils discontinus, rétractiles.

Fig. 33. — Autre aspect, plus rare, d'un chromosome dont les deux moitiés sont tirées vers les pôles par les faisceaux de fils rétractiles insérés sur elles à une petite distance de l'extrémité interne.

Fig. 34. — On voit de face, au premier plan, un chromosome dont les deux moitiés forment ensemble un losange. Chaque moitié comprend deux bâtonnets distincts, quoique soudés entre eux comme les branches d'un V à leurs extrémités polaires; la séparation des deux V n'a pas encore eu lieu aux extrémités équatoriales.

Fig. 35. — Métakinèse plus avancée. Au premier plan, deux chromosomes présentent encore la forme losangique.

Fig. 36. — Chromosomes secondaires arrivés à peu de distance des pôles.

Fig. 37. — L'un des groupes chromatiques, vu par le pôle, obliquement, avec ses six chromosomes secondaires.

Fig. 38. — Les deux groupes chromatiques sont arrivés aux pôles. Le nombre des fils achromatiques a augmenté; le cytoplasme renferme d'assez nombreuses granulations à réactions nucléolaires; ces granulations se rencontrent également entre les fils connectifs.

Fig. 39. — Reconstitution des noyaux, dans lesquels on voit un assez gros nucléole; les anses chromatiques laissent apercevoir leurs granulations. La plaque cellulaire granuleuse, à l'équateur du tonnelet formé par les fils connectifs, n'est pas encore achevée.

Planche XX.

Fig. 40. — Les deux *cellulles-filles*, issues de la première division, sont représentées à un stade de la mitose où les chromosomes, encore très allongés, sont déjà redevenus distincts. Leur courbure, correspondant à la pointe du V dans l'anaphase de la première division, est située du

côté où se trouvait le pôle. Les granulations chromatiques unisériées se fusionnent par suite de la contraction des chromosomes.

FIG. 41. — Une cellule-fille avec son noyau à un stade un peu plus avancé.

FIG. 42. — Noyau vu par sa face tournée contre la membrane interne séparant les deux cellules-filles, et montrant la disposition des chromosomes à la périphérie de la cavité nucléaire. Fils achromatiques granuleux dans cette cavité.

FIG. 43. — Formation du fuseau, dont les premiers fils partent d'un très petit corpuscule.

FIG. 43. — Stade analogue, avec chromosomes un peu plus raccourcis.

FIG. 44. — Fuseau tripolaire, après la disparition du nucléole ; il y a dans le cytoplasme des granulations à réactions nucléolaires.

FIG. 45-48. — Aspects divers de fuseaux en voie de formation.

FIG. 49. — Fuseau dans lequel il y a cinq chromosomes ayant leurs branches dirigées du même côté.

FIG. 50. — Aspect assez fréquent présenté par les chromosomes quelque temps avant la métakinèse.

FIG. 51. — Chromosomes ayant pour la plupart rapproché leurs deux branches, avant de former la plaque nucléaire.

FIG. 52 et 53. — Plaques nucléaires à un stade plus avancé. L'angle formé par la soudure des deux branches de chaque chromosome est tourné vers le centre.

FIG. 54 et 55. — Plaques nucléaires montrant la disposition des chromosomes très peu de temps avant la métakinèse.

FIG. 56 et 57. — Dans la plupart des chromosomes, les deux branches commencent à s'isoler l'une de l'autre aux extrémités internes.

FIG. 58. — Plaque nucléaire vue par le pôle.

FIG. 59. — Commencement de la métakinèse dans tous les chromosomes.

FIG. 60. — Stade analogue au précédent; les branches de chaque chromosome sont séparées, mais toutes ne se sont pas rabattues dans le plan équatorial.

FIG. 61. — Métakinèse plus avancée ; les branches des chromosomes, après s'être séparées l'une de l'autre aux extrémités internes et rabattues dans le plan équatorial, sont encore adhérentes par leurs extrémités périphériques. Fuseau courbe à ses deux bouts.

FIG. 62 et 63. — Aspects fréquents des fuseaux pendant la métakinèse.

FIG. 64. — Arrivée aux pôles des bâtonnets chromatiques, recourbés en crochet à leur extrémité polaire.

FIG. 65 et 66. — Même stade que le précédent, avec bâtonnets chromatiques plus ou moins courbes et assez écartés pour pouvoir être facilement comptés.

FIG. 67. — Cellules-filles dans lesquelles la division des noyaux s'est faite dans deux plans perpendiculaires.

FIG. 68. — Cellules-filles dans lesquelles la division a eu lieu dans le même plan. Les noyaux reconstitués ont leur membrane. Il y a encore des granulations à réactions nucléolaires dans le cytoplasme. Dans la cellule de droite, le tonnelet des fils connectifs offre un commencement de plaque cellulaire.

Fig. 69. — Division des *cellules polliniques* ou cellules progames : trois noyaux de la tétrade situés sur le même plan montrent les segments chromatiques déjà bien distincts et à des états de contraction divers. Le dédoublement longitudinal est visible dans plusieurs segments.

Fig. 70. — Les quatre cellules de la tétrade sont situées dans le même plan; les noyaux présentent des phases différentes de la division.

Fig. 71 et 72. — Plaques nucléaires avec leurs 6 chromosomes de longueur et de forme variable dans chacun d'eux, les deux moitiés issues du dédoublement longitudinal sont à peine reconnaissables.

Fig. 73. — Deux cellules avec leurs fuseaux nucléaires au moment de la métakinèse, déjà commencée surtout dans la cellule de droite. Les moitiés des segments chromatiques sont redevenues bien distinctes dans la cellule de gauche.

Fig. 74. — Phases plus avancées. Dans la cellule de droite, les deux groupes chromatiques contractés ont l'un et l'autre la même grosseur et le même aspect.

Fig. 75. — Dans la cellule de gauche, située en bas, les deux nouveaux noyaux, encore dépourvus de nucléoles, se montrent déjà inégaux; dans la cellule de droite, en bas, l'inégalité est encore plus marquée, au moment où débute le cloisonnement en verre de montre. Dans les deux cellules supérieures, la cloison membraneuse s'est formée. Les noyaux végétatifs occupent l'angle interne de la cellule.

Fig. 76 — Jeune grain de pollen isolé, avec sa cellule génératrice adhérente à la paroi cellulaire.

Fig. 77. — Grain plus âgé : la cellule génératrice s'est détachée de la paroi; des grains d'amidon apparaissent dans la cellule végétative.

Fig. 78 et 79. — Division du noyau générateur dans sa cellule, au voisinage du noyau végétatif. Les grains d'amidon ovoïdes allongés remplissent toute la cellule végétative, dont une partie seulement est représentée. Il y a 6 chromosomes dans le noyau.

Fig. 80 à 83. — Stades successifs de la division; le fuseau occupe presque toute la cavité de la cellule génératrice allongée.

Fig. 84. — Grain de pollen, après la formation des deux nouvelles cellules génératrices ou gamètes mâles, et assez longtemps avant la déhiscence du sac pollinique. Il n'a pas encore atteint sa grosseur définitive.

HISTOLOGIE DE LA PEAU

Par L. RANVIER

Planche XXI.

I

LA MATIÈRE GRASSE DE LA COUCHE CORNÉE DE L'ÉPIDERME CHEZ L'HOMME ET LES MAMMIFÈRES.

Dans mon Traité technique d'Histologie, j'ai soutenu l'opinion que la couche cornée de l'épiderme (*stratum corneum*) est infiltrée de graisse. Je ne savais rien alors de bien précis sur la nature de cette graisse ni sur sa répartition histologique. Je viens aujourd'hui communiquer des faits nouveaux qui conduiront sans doute à des notions plus complètes. Dans un premier paragraphe, je m'occuperai de la nature de la matière grasse de l'épiderme; dans un second, de la répartition de cette matière.

Pour apprécier les propriétés physiques de la matière grasse en question, sa consistance, sa plasticité et son point de fusion, par exemple, il fallait en obtenir une quantité notable, plus que microscopique, et sans mélange avec les autres produits de la sécrétion cutanée, le sebum surtout.

J'ai déjà indiqué que, chez le Cochon d'Inde, la peau de la plante des pieds ne renferme ni poils ni glandes d'aucune espèce. Chez l'Homme, la paume de la main et la plante du pied, comme tout le monde le sait, sont dépourvues de poils et de glandes sébacées; elles possèdent de nombreuses glandes sudoripares, il est vrai, mais la présence de ces glandes ne pouvait fausser les résultats des recherches que je me proposais d'entreprendre; on en jugera bientôt.

Voilà donc les deux objets d'étude trouvés. Voici maintenant la méthode à laquelle j'ai eu recours : la peau ou le membre entier qu'elle recouvre sont plongés pendant trente secondes dans l'eau bouillante. L'épiderme s'en détache ensuite comme un gant. Ce procédé a un double avantage : les lambeaux d'épiderme sont débarrassés de la graisse qui pourrait se trouver accidentellement à leur surface, et ils sont assez grands ou assez nombreux. Pour me faire bien comprendre, je dirai de suite que l'épiderme de la paume des mains de l'Homme fournit ainsi un seul lambeau, duquel on peut extraire à peu près 0 gr. 10 de matière grasse. On le met à macérer pendant vingt-quatre heures dans une petite quantité d'éther rectifié, on décante et on laisse évaporer.

La graisse épidermique est jaunâtre, solide à la température ordinaire. Elle a la consistance et la plasticité de la cire. Si on la presse avec l'ongle contre une surface de verre, elle adhère à l'un et à l'autre, et pour les séparer il faut une certaine force que l'on peut apprécier aisément. Elle fond à une température voisine de 35° C., comme la cire d'Abeilles. Pour le constater on pourra répéter l'expérience suivante : on applique sur un petit carré de papier à cigarette, à une faible distance l'un de l'autre, deux fragments gros comme la tête d'une épingle, l'un de cire d'Abeilles, l'autre de cire épidermique. Le carré de papier est maintenu dans un petit tube de verre muni d'un thermomètre. On chauffe progressivement dans un bain d'eau. Les deux cires fondent en même temps, à 35°, en faisant chacune au papier une tache bien apparente.

Je n'ai pas poussé plus loin ces recherches, car il me suffisait de savoir que la graisse épidermique de l'Homme et des Mammifères est comparable à la cire des Abeilles. C'est un rapprochement d'autant plus intéressant que *la cire des Abeilles, comme celle des Mammifères, est un produit de sécrétion de la peau.*

Je vais m'occuper maintenant de la répartition de la cire épidermique dans le *stratum corneum*. Lorsqu'on a laissé un fragment de peau pendant vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à $\frac{1}{100}$, on constate que la couche cornée de l'épi-

derme est devenue noire. **P. Langerhans**, qui fit le premier cette observation, pensa qu'il s'agissait là d'une propriété qui rapprochait l'épiderme des cellules adipeuses, de la myéline des tubes nerveux et des segments externes des cônes et des bâtonnets de la rétine que l'acide osmique colore également en noir.

Le Dr **Unna**, de Hambourg, remarqua que la couche cornée, au sortir du bain d'acide osmique, n'était pas uniformément noire et qu'en son milieu se trouvait une zone incolore. Je fis alors observer que l'épaisseur des deux couches noires, l'externe et l'interne, dépendait de la durée du séjour du fragment de peau dans la solution osmique. Bien plus, si la couche cornée est mince et si l'action du réactif est suffisante, le *stratum corneum* est noir dans toutes ses parties. J'ajoutai que si, avant d'immerger la peau dans l'acide osmique, on l'a traitée successivement par l'alcool absolu et l'éther, l'acide osmique ne produit plus dans le *stratum corneum* sa réaction caractéristique. J'en ai conclu que cette dernière couche était infiltrée de graisse et que c'était à la présence de cette substance qu'il fallait attribuer la coloration qu'elle prend sous l'influence de l'osmium.

Les choses en étaient là lorsque j'ai entrepris de nouvelles recherches que j'ai déjà exposées à mes auditeurs du Collège de France. Un fragment de peau emprunté à la plante du pied du Cochon d'Inde a été desséché, puis on y a fait au rasoir, et perpendiculairement à la surface, des coupes microscopiques minces, mais cependant d'épaisseur variée. Certaines de ces coupes ont été enlevées obliquement de manière à figurer un ruban en forme de coin. Ces coupes furent placées dans l'eau jusqu'à complet gonflement, c'est-à-dire pendant une minute à peu près, puis elles furent soumises, pendant une heure, à l'action de l'acide osmique. Lavées et montées en préparation dans la glycérine, on constata le lendemain : 1° que dans les coupes très minces le *stratum corneum* n'était pas coloré ; 2° que dans les coupes épaisses il était uniformément noir ; 3° que dans les coupes d'épaisseur moyenne il était tacheté de noir, comme tigré ; 4° que dans les coupes en forme de coin il était possible d'observer successivement, en allant des régions les plus épaisses aux plus minces, une série d'états intermédiaires.

Les taches noires du *stratum corneum* dans les coupes tigrées sont toutes à peu près semblables. Leur épaisseur est de 5 à 7 μ et leur largeur de 30 à 40 μ. Leur forme est trapézoïde, losangique ou rectangulaire. Quant elles s'avoisinent, elles sont séparées par des bandes claires. Chacune de ces taches correspond à une des cellules du *stratum corneum*.

Les conclusions à tirer de cette observation sont nombreuses et importantes; mais, avant de les aborder, il importe de connaître l'action de l'acide osmique sur la cire épidermique extraite par l'éther. Au microscope, cette cire, lorsqu'elle n'a été ni fondue ni malaxée, se montre sous la forme de grains isolés ou groupés en forme de boules de grandeur variable.

Ces grains et ces boules, sous l'influence de l'acide osmique, se colorent rapidement en noir. J'ai vu sortir de certaines des boules des excroissances myéliniques. Je ne veux pas aujourd'hui m'étendre davantage sur cette observation. Qu'il nous suffise de savoir que la cire épidermique extraite par l'éther se colore en noir sous l'influence de l'acide osmique. Une simple comparaison conduit à admettre que les taches noires que ce réactif montre dans le *stratum corneum* correspondent à de petites masses de cire épidermique.

Par conséquent, les cellules de la couche cornée de l'épiderme, loin d'être des écailles desséchées, comme on l'a cru jusqu'à présent, sont des utricules déformés par pression réciproque, ayant une enveloppe résistante et un contenu cireux. Ce contenu s'échappe sans doute des utricules ouverts par le rasoir, quand on fait les coupes. On comprend que, dans les coupes très minces, tous les utricules soient ouverts et aient laissé sortir leur matière cireuse. On conçoit que ces dernières coupes ne puissent plus être colorées par l'acide osmique. Dans les coupes épaisses, le *stratum corneum* se colore parce qu'elles contiennent encore un très grand nombre d'utricules qui n'ont pas été entamés. Les coupes d'épaisseur moyenne pourront présenter, à côté d'utricules ouverts, d'autres utricules laissés intacts. Les utricules ayant une largeur maxima de 40 μ, si la coupe a une épaisseur un peu supérieure à cette dimension, il s'y trouvera nécessairement des utricules clos à côté de ceux

qui ont été ouverts et l'aspect tigré dont j'ai parlé plus haut se produira.

De la présence et du mode de distribution de la cire épidermique dans le *stratum corneum* il résulte que le corps entier est recouvert d'un vernis protecteur dont la solidité et la souplesse sont incomparables. Nous sommes protégés par une couche subéreuse dont les cellules sont remplies de cire.

Le *stratum corneum*, autant que le permet sa faible épaisseur, nous défend par sa structure subéreuse contre les injures mécaniques et par sa cire contre les actions chimiques.

Comment se forme l'enveloppe des cellules de la couche cornée de l'épiderme, comment s'élabore la cire dans leur intérieur? Je m'en occuperai dans de prochaines communications.

II

LA GRAISSE ÉPIDERMIQUE DES OISEAUX.

L'épiderme de la patte du Poulet, enlevé au moyen de l'eau bouillante et traité par l'éther, fournit une graisse onctueuse bien différente de la cire épidermique de l'Homme et des Mammifères. On dirait un mélange de cire et d'huile, cette substance étant en quantité prépondérante.

Pourquoi la graisse épidermique des Oiseaux diffère-t-elle de celle des Mammifères? L'étude histologique de l'épiderme des Oiseaux pouvait seule donner une réponse satisfaisante à cette question.

Tous connaissent la disposition de la patte des Oiseaux. Le tarse et la face dorsale des phalanges sont recouverts d'écailles. Les régions qui reposent sur le sol pendant la marche sont garnies de coussinets à la surface desquels on aperçoit un granulé grossier, comme celui de la peau de chagrin. L'épiderme qui recouvre les coussinets plantaires a une structure comparable à celle de l'épiderme des Mammifères.

On y reconnaît une couche cornée superficielle, qui se colore en noir sous l'influence de l'acide osmique et une couche profonde molle dont les cellules possèdent une constitution fibril-

laire. Les fibrilles épidermiques des Oiseaux forment au sein des cellules un système très compliqué. Ces cellules n'élaborent pas d'éléidine. Du reste, ainsi que je l'ai montré il y a longtemps déjà, on n'observe d'éléidine ni chez les Oiseaux ni chez les Reptiles. Je passe sur les autres détails de structure de l'épiderme plantaire des Oiseaux. Qu'il nous suffise de savoir que le *stratum corneum* y est coloré par l'acide osmique aussi bien que chez les Mammifères et que, par conséquent, il doit contenir de la cire épidermique.

Dans les régions écailleuses de la patte du Poulet — je peux en dire autant du Canard et du Pigeon, que j'ai également étudiés, — l'ensemble épidermique est spécial.

Voici comment il faut s'y prendre pour observer les faits que je vais décrire : chez un Poulet à pattes blanches, on enlève par une section tangentielle une écaille et une petite épaisseur du derme sousjacent. On les place dans 2 cc. ou 3 cc. d'une solution d'acide osmique à 1 p. 100. Une heure après, on les transporte dans l'alcool. Le lendemain, on y fait des coupes minces perpendiculaires à la surface. Celles-ci sont examinées dans l'eau ou la glycérine à un grossissement de 100 à 300 diamètres.

Les cellules épidermiques de la première rangée, celles qui reposent sur le derme, sont cylindriques. Leur largeur est de 7 μ à 10 μ et leur hauteur de 25 μ à 30 μ. Elles sont chargées de gouttelettes huileuses, colorées en noir par l'osmium, sphériques, toutes à peu près de la même grosseur. Leur diamètre est de 2 μ. On dirait avoir sous les yeux les cellules épithéliales des villosités de l'intestin grêle en pleine digestion de matières grasses.

La graisse qui remplit les cellules cylindriques de la première rangée de l'épiderme écailleux des Oiseaux est liquide à la température ordinaire. Elle est oléagineuse, car on la voit s'écouler facilement des cellules lorsqu'elles ont été accidentellement entamées ou déchirées. L'alcool absolu et l'éther la dissolvent, si elle n'a pas été au préalable fixée et métallisée par l'acide osmique.

Les cellules granulo-graisseuses de la première rangée n'existent que dans les régions où il y a des écailles. Entre

celles-ci, qu'elles se touchent ou s'imbriquent, il se trouve de la peau dont l'épiderme a conservé sa souplesse. Dans ces régions, les cellules de la première rangée, qui sont également cylindriques, ne montrent pas au microscope de granulations graisseuses.

Ce sont là des faits bien extraordinaires et encore inexplicables. Ils n'en sont pas moins intéressants, et ils suffisent à montrer comment il se fait que l'épiderme de la patte du Poulet, pris en masse et traité par l'éther, fournisse une graisse complexe semblable à un mélange de cire et d'huile. La cire provient du *stratum corneum*, l'huile des cellules cylindriques de la première rangée de l'épiderme des régions écailleuses.

J'ai laissé de côté, avec l'intention d'y revenir, plusieurs détails de structure de l'épiderme des Oiseaux, qui me paraissent fort intéressants, parce qu'ils peuvent servir à expliquer certains points encore obscurs de l'histologie et de l'histophysiologie.

Explication des figures de la planche XXI.

Fig. 1. — Coupe la peau de la plante du pied du Cochon d'Inde faite après dessiccation, ramollie par l'eau et soumise une heure à l'action d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100. *c*, stratum corneum; *f*, stratum filamentosum; *g*, stratum germinativum; *t*, derme.

Fig. 2. — Coupe d'une écaille de la patte du Poulet faite après un séjour d'une heure dans l'acide osmique à 1 pour 100. *c*, stratum corneum; *m*, corps muqueux; *g*, cellules de la première rangée du corps muqueux, cylindriques et chargées de granulations graisseuses colorées en noir par l'osmium; *t*, derme.

Fig. 3. — Coupe d'une écaille de la patte du Canard. Même préparation et même explication que la figure 2.

Fig. 4. — Coupe d'un coussinet plantaire du Poulet, faite après un séjour d'une heure dans l'acide osmique à 1 pour 100. *sc*, stratum corneum dont la couche superficielle et la couche profonde sont colorées en noir par l'osmium; *f*, stratum filamentosum; *g*, stratum germinativum;

c, derme muni de papilles, dont les vaisseaux contiennent des globules du sang.

Fig. 5. — Coupe d'un coussinet plantaire du Poulet faite après l'action du liquide de Flemming et colorée par la purpurine, dessinée à un fort grossissement. Sont figurés : en *f*, la partie profonde du stratum filamentosum; en *g*, le stratum germinativum; en *c*, le derme compris entre deux papilles. Le stratum filamentosum se montre avec l'admirable structure qu'il affecte chez la plupart des Oiseaux dans la région plantaire. Les fibrilles épidermiques intracellulaires sont ondulées et figurent des arcs de cercle qui s'entrelacent à la manière des anneaux d'une cotte de mailles. Ainsi agissent ces fibrilles, donnant au revêtement épidermique une très grande résistance.

ÉTUDES

SUR

L'ACTION DES SELS SUR LES INFUSOIRES

Par **E.-G. BALBIANI**

(Planche XXII.)

Introduction.

Dans ces derniers temps, les Protozoaires ont beaucoup servi à étudier l'influence des agents physico-chimiques sur le protoplasma et ses propriétés vitales. **Engelmann** (10), **W. Pfeffer** (26), **Verworn** (32), **Massart** (23), **Jensen** (20), **Schürmayer** (31), **F. Schwarz** (32), **Davenport** et **Neal** (7), **Ludloff** (22), **Jennings** (19) et d'autres ont tour à tour examiné l'action qu'exercent sur ces organismes les substances chimiques et les agents physiques : la pesanteur, la lumière, la chaleur, l'électricité. Parmi ces recherches, celles concernant l'action des substances chimiques, des solutions salines en particulier, ont montré les relations intéressantes qui existent entre les corps dissous et la matière vivante, relations se manifestant par des phénomènes d'attraction ou de répulsion exercés par ces corps, et qui, suivant qu'ils sont dus à leur composition chimique ou à leur concentration, rentrent dans la catégorie des phénomènes désignés sous les noms de chimiotactisme et de tonotactisme. Après avoir été d'abord constatés chez les végétaux les plus dégradés, les Bacilles et les Bactéries, quelques Algues unicellulaires, puis chez les Microzoaires les plus simples, les Rhizopodes et les Infusoires flagellifères, ces phénomènes ont été observés aussi chez les formes les plus élevées de Protozoaires, les Infusoires ciliés. **Massart** a étudié la « sensibilité et l'adap-

tation des organismes à la concentration des solutions salines » (23), et parmi les espèces qu'il a examinées à ce point de vue se trouvent aussi un certain nombre de Ciliés. Il a employé surtout à cet effet leurs kystes (Colpodes, Vorticelles), mais il a observé aussi quelques espèces à l'état de vie active (*Glaucoma*, *Vorticella*, *Chilodon*, *Paramæcium*, *Coleps*). Nous reviendrons plus tard sur ces observations de **Massart**. De même que celles de ses successeurs, elles sont intéressantes surtout au point de vue physiologique; elles ne nous renseignent point ou très peu sur les modifications que les solutions salines déterminent sur la forme de ces êtres et encore moins sur les phénomènes de leur reproduction. C'est cette lacune que j'ai essayé de combler en partie dans le présent travail. J'ai tenté de faire pour quelques Protozoaires ce qu'ont réalisé pour les Métazoaires les célèbres expériences de **O. Hertwig** (17) sur les Batraciens, et de **Curt Herbst** sur les Échinodermes (16). Ces auteurs ont montré en effet que sous l'influence des sels, employés à divers degrés de concentration, le développement de l'embryon dévie plus ou moins de sa marche normale pour entrer parfois dans la voie ontogénique d'autres types organiques, et donner lieu ainsi à des formes qui constituent de véritables monstruosités pour l'espèce soumise à l'expérience.

Ces anomalies provoquées de l'évolution ont presque toujours pour cause un retard ou un arrêt du développement dans certaines parties de l'embryon, retard ou arrêt qui a pu être reconnu dans certains cas comme dû à un trouble des processus cellulaires déterminant lui-même l'irrégularité de la marche du travail embryogénique dans ces parties. Mais on conçoit que chez des organismes aussi compliqués que le sont les Métazoaires même les plus simples il ne soit pas toujours facile de reconnaître la nature, l'étendue et le siège du trouble cellulaire, cause de la malformation observée. Dans la présomption que ces mêmes troubles provoqués par les solutions salines se manifestent aussi sur les cellules libres et indépendantes qui constituent les Infusoires, j'ai entrepris sur ces espèces de nombreux essais de culture où l'eau était additionnée d'une plus ou moins forte proportion de sel. Celui-ci était presque toujours le

sel marin; j'ai employé aussi diverses autres sortes de sels, mais les effets les plus marqués et les plus intéressants étaient ceux produits par la première sorte. Comme le sel marin est aussi celui dont O. Hertwig s'est servi dans ses expériences sur les Batraciens, il était intéressant de comparer ses effets sur les deux formes d'organismes, le Métazoaire et le Protozoaire, et de voir s'il amenait chez l'une et l'autre les mêmes troubles dans les phénomènes cellulaires. Nous nous réservons de faire cette comparaison dans la partie générale de ce travail [1].

Une autre raison pour laquelle j'ai employé de préférence le sel marin dans la plupart de mes expériences est que c'est à cette substance que l'eau de mer doit principalement sa salure; or certaines espèces d'Infusoires habitant à la fois l'eau douce et l'eau salée, il était intéressant de voir si pour les représentants d'eau douce de ces espèces l'accoutumance à l'eau salée s'obtenait plus facilement et pour des concentrations plus fortes que pour les espèces habitant exclusivement les eaux douces. Quant à ces dernières, il s'agissait aussi d'établir, pour quelques-unes des principales d'entre elles, le degré de concentration qui est encore compatible avec la vie, d'observer les changements que l'accoutumance au milieu salé déterminait dans les caractères morphologiques et physiologiques de ces espèces, ainsi que dans les phénomènes de leur reproduction. Cette reproduction se faisant dans tous les cas par les processus de la division cellulaire, on se trouvait ainsi amené à reconnaître l'influence du sel sur cette division chez des cellules dont le milieu normal est l'eau douce. Cette influence est-elle la même que celle que détermine sur les cellules des animaux marins une augmentation de la salure de l'eau de mer par addition d'une plus ou moins grande proportion de sel? c'est ce que nous examinerons dans la partie générale de ce mémoire, en rapprochant de nos expériences sur les Infusoires celles faites par divers auteurs sur les Métazoaires marins.

Outre le sel de cuisine, j'ai employé aussi, au cours de mes expériences, divers autres sels, par exemple les sels de lithium

1. Cette partie générale ne sera traitée qu'à la fin de la 2e partie de notre mémoire.

devenus si célèbres, entre les mains de **Herbst**, par les curieuses modifications de forme qu'ils ont provoquées sur les larves d'Oursins. Chez les Infusoires, je n'ai observé aucun changement pouvant être attribué à une action morphologique spéspéciale des sels de lithine. Quant aux autres substances employées (sels divers, produits organiques), lorsque les organismes réussissaient à s'adapter à certaines concentrations, elles ne paraissaient pas non plus les affecter dans leurs types spécifiques essentiels, mais elles donnaient parfois lieu à des anomalies de forme, véritables monstruosités cellulaires, intéressantes à étudier au point de vue de leur mode de genèse.

Comme toutes les autres influences du milieu ambiant qui ne rentrent pas dans les conditions normales de ce milieu, l'action des corps dissous dans ce milieu peut se manifester sur les Infusoires d'une manière brusque et rapide ou lente et graduelle. L'action brusque est presque toujours nuisible; elle peut entraîner une désorganisation ou un trouble plus ou moins intense de l'état normal dont l'individu ne réussit pas toujours à se remettre et dont la mort est souvent la conséquence plus ou moins prompte. L'action graduelle et lente se manifeste soit sans aucun trouble apparent, soit par des troubles légers compatibles avec une existence plus ou moins longue, parfois même indéfinie, dans le milieu modifié. On dit dans ce cas qu'il y a *accoutumance* de l'individu à son milieu. Nous verrons que pour les Infusoires cette accoutumance présente de nombreuses variations suivant les espèces, le degré de concentration auquel elle s'établit, et même certaines modifications qu'elle détermine dans les caractères individuels et le mode de reproduction. Nous pouvons par conséquent envisager l'action des sels sur nos organismes à un double point de vue : 1° sous celui de leur action brusque et directe, suivie ou non d'accoutumance; 2° sous le rapport des conditions qui déterminent l'accoutumance et les phénomènes qui accompagnent celle-ci. Dans les observations il est difficile de toujours séparer nettement cette double action des sels; elles passent facilement de l'une à l'autre, mais certains groupes de phénomènes appartiennent plutôt à une influence rapide ou prochaine, d'autres à une action lente et

éloignée des sels. Nous ferons en sorte de les tenir autant que possible séparés les uns des autres, et nous commencerons d'abord par l'étude des premiers en parlant au préalable de la méthode de culture des Infusoires qui ont servi à nos observations.

PREMIÈRE PARTIE

DE NOTRE MÉTHODE DE CULTURE DES INFUSOIRES ET DE L'ACTION DES SELS CONSIDÉRÉE EN DEHORS DE L'ACCOUTUMANCE.

Le plus grand nombre de mes expériences ont été faites sur un Cilié des plus communs, le *Paramæcium aurelia*, et plus particulièrement sur des colonies de cette espèce que j'élève depuis de nombreuses années dans une sorte de captivité. Quelques détails sur ces *éducations* d'Infusoires peuvent être intéressants à connaître. Je possède actuellement une trentaine de petits bocaux d'une capacité de 150 centimètres cubes, remplis aux deux tiers d'eau contenant une nombreuse population de Paramécies. Ces Paramécies proviennent toutes de quelques individus recueillis au printemps de 1890 dans un des bassins du Jardin des plantes de Paris. A cette époque, j'ai isolé quelques-uns de belle apparence sur des lames de verre creusées en cuvette en leur milieu, en plaçant un seul sur chaque lame avec quelques gouttes d'une infusion végétale dans laquelle ne fourmillaient que des Bactériens de diverses sortes. Les lames étaient ensuite placées dans la chambre humide et abandonnées à elles-mêmes. Au bout d'un petit nombre de jours, chaque Paramécie avait produit par divisions spontanées successives un plus ou moins grand nombre d'individus nouveaux. Je choisis parmi ces diverses *familles* celles qui s'étaient montrées les plus prolifiques et qui étaient composées des plus beaux individus. Tous ceux d'une même famille furent placés ensemble dans un des petits bocaux dont il a été parlé, préparés quelques jours auparavant avec de l'eau bouillie, dans laquelle

on avait placé un nouet de linge fin contenant des fragments de feuilles bouillies, coupés en petits morceaux. Un fil, fixé au bouchon qui fermait le bocal, retenait le nouet au niveau du liquide, de manière cependant qu'il y plongeât tout entier. La macération de ces feuilles ne tardait pas à donner lieu à un développement abondant de Bactéries et de masses zoogléiques qui se produisaient d'abord au contact du nouet, puis s'en détachaient et se répandaient dans toutes les parties du liquide[1]. Ces Bactéries et ces masses zoogléiques sont absorbées par les Paramécies, dont elles constituent, comme on sait, la nourriture presque exclusive; sous l'influence de cette abondante alimentation elles se multiplient rapidement et se répandent partout dans le liquide de culture. Comme pour tous les Infusoires ciliés, une température élevée, de 20° à 25° C., active beaucoup cette multiplication, mais même à une température plus modérée, de 10° à 15° et au-dessous, elle se fait encore, bien qu'elle mette un temps plus long pour donner lieu à une population aussi nombreuse que dans le premier cas. Si, dans ces conditions, on abandonne la culture à elle-même, la population, après s'être maintenue pendant un temps plus ou moins long au même niveau, diminue graduellement et finit par se réduire à un petit nombre d'individus amaigris par suite de la diminution de nourriture. Ces derniers survivants se tiennent ordinairement au fond du bocal, où ils cherchent les dernières parcelles de nourriture dans le détritus formé par la destruction du nouet de linge et de la matière végétale qu'il contenait. Il faut croire que, semblables à certains individus des classes d'animaux supérieurs, ils sont mieux doués que leurs congénères pour

1. Parmi les nombreuses espèces de Bactériacées qui se développent autour du nouet, une des plus intéressantes, qu'on observe assez souvent, est le *Cohnidonum dichotomum* O. K. (*Cladothrix dichotoma* Cohn), dont les masses zoogléiques abondantes, avidement broutées par les Paramécies, forment de longs filaments rameux pendant dans l'intérieur du liquide (*Zooglœa ramigera*), puis se dissocient pour se répandre dans toutes les parties de la culture. Cette espèce m'a paru se développer surtout dans la fermentation de feuilles bouillies et coupées de mâche (*Valerianella olitoria*), dont je formais souvent mes nouets. En 1890, j'avais signalé ce fait à M. le Dr **Billet**, qui préparait alors dans mon laboratoire sa thèse intitulée : *Contribution à l'étude de la morphologie et du développement des Bactériacées*, et qui le rappelle à la p. 83, en note, de son travail (Voy. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXI, 1890).

supporter la privation de nourriture, car après plusieurs mois, voire une année entière, on les retrouve dans le dépôt du fond du liquide. Or il suffit de raviver les propriétés alimentaires de la culture en y suspendant un nouet frais avec de la matière végétale préparée comme la première fois, pour déterminer une nouvelle et aussi abondante population de Paramécies qu'au début. En répétant plusieurs fois la même manière de faire, on peut faire passer autant de fois qu'on le désire les cultures de Paramécies par des alternatives d'abondance et de disette, correspondant à une augmentation ou à une diminution de leur population. Il n'est par conséquent pas nécessaire, lorsqu'on veut entretenir pendant un temps plus ou moins long des colonies nombreuses de ces Infusoires, de les maintenir dans un état permanent de prospérité. Il suffit de temps à autre d'examiner les cultures, et lorsqu'on s'aperçoit que l'une d'elles est sur le point de disparaître par défaut de nourriture, de renouveler celle-ci par le placement d'un nouveau nouet. On s'évite ainsi le soin d'une surveillance trop continue des cultures, et l'on peut, pendant des mois entiers, en toute saison, les abandonner à elles-mêmes sans craindre de les voir s'épuiser et disparaître.

Une précaution qu'il ne faut pas négliger de prendre est de tenir les bocaux fermés avec un bouchon de liège. Cette fermeture a d'abord l'avantage de s'opposer à une diminution trop rapide du liquide par évaporation; elle les garantit en outre de l'introduction des poussières de l'air et, avec celles-ci, d'organismes animaux et végétaux sous forme de kystes et de spores. Malgré ces précautions, il arrive quelquefois de voir apparaître dans les cultures des espèces étrangères de petite taille, de minimes Chilodons, des Euplotes, et principalement des *Uronema*, qui se développent surtout en grande abondance dans les cultures salines, comme nous le dirons plus loin. Plus rarement on y voit apparaître quelques Flagellés, le *Chilomonas paramæcium*, le *Menoidium incurvum*, espèces si abondantes dans l'eau putride des marais. Nous pensons que ces derniers organismes s'y introduisent avec la substance végétale servant à faire nos nouets, et dont quelques germes ont pu échapper à l'action de l'eau

bouillante par laquelle nous traitions celle-ci [1]. Mais l'introduction fortuite de ces espèces étrangères dans nos cultures de Paramécies ne nuit en rien au développement de celles-ci, qui sont à peine moins abondantes que dans les cultures restées pures, car, grâce à la riche alimentation que, sous forme de Bactéries, y entretient la matière végétale en fermentation contenue dans le nouet, la table reste toujours abondamment servie pour les hôtes légitimes comme pour les intrus.

Le point le plus essentiel était d'écarter l'introduction dans nos bocaux de Paramécies d'une source étrangère à celle des individus de nos cultures. Sous ce rapport, il n'y avait aucune crainte à concevoir, car le *Paramæcium aurelia* est précisément une des espèces de Ciliés qui ne forment pas de kystes et qui, par conséquent, ne peuvent se propager sous cet état par l'air ou l'eau. Quant à son introduction sous forme d'individus mobiles, la précaution que nous prenions de faire toujours bouillir l'eau servant à nos expériences non seulement anéantissait tous les individus de cette espèce que cette eau aurait pu contenir, mais encore tous les autres Ciliés, mobiles ou enkystés, qui pouvaient s'y trouver. C'est par conséquent un grand avantage pour nos études d'avoir pu porter sur une espèce qui ne s'enkyste point, et qui, par sa taille relativement grande pour un Infusoire, peut être facilement observée à l'aide de la loupe ou même à l'œil nu, pour un myope tout au moins.

Ajoutons enfin qu'il est bon, de temps à autre, de secouer vivement le liquide dans le bocal pour lui faire absorber de l'air afin de remplacer celui qui a pu disparaître par la respiration des animalcules. Avant l'agitation, il faut enlever le nouet, surtout s'il est vieux et contient de la matière végétale en bouillie, afin d'empêcher sa rupture et la sortie du contenu, ce qui aurait pour conséquence de troubler la transparence du liquide et d'empêcher de voir les animalcules qu'il contient. L'agitation pourra être aussi vive qu'on voudra, car il n'y a aucun danger

1. Nous reparlerons plus tard des principales de ces espèces intruses et de quelques autres qui ne sont pas mentionnées ici. Les espèces, hôtes des eaux putrides, telles que *Chilomonas* et *Menoidium*, ont probablement pour origine les eaux qui servaient à arroser la mâche ou la salade dont nous nous servions souvent pour la confection de nos nouets.

de détruire ces derniers par les secousses imprimées au liquide. Malgré la fragilité de leur substance et la facilité avec laquelle elle se détruit sous l'influence d'une compression même très légère, elle résiste par son élasticité aux chocs les plus violents contre les parois du verre. La substance protoplasmique des Paramécies se comporte par conséquent sous ce rapport d'une façon toute différente des œufs d'Echinodermes et d'autres espèces, qui, d'après les expériences bien connues des auteurs, se divisent par le secouage en fragments plus ou moins nombreux. On sait d'ailleurs que ces fragments n'ont perdu en rien leur vitalité, et que, lorsqu'ils proviennent d'un œuf fécondé, ils sont capables de se développer isolément en un petit embryon normal.

Il suffit en général des quelques précautions que j'ai indiquées pour voir nos cultures poursuivre d'une manière normale leur cours pendant une durée presque indéfinie, mais elles sont sujettes aussi à quelques accidents dont il faut être prévenu pour ne pas les attribuer aux conditions de l'expérience dans les essais consistant à modifier la composition chimique du milieu de culture. Ces accidents peuvent être rapportés à deux causes différentes, que j'appellerai celles du *nouet stérile* et du *nouet toxique*. Dans le premier cas, l'accident consiste dans le fait que malgré la présence d'un nouet frais et confectionné selon les règles que nous avons indiquées, les Paramécies ne se multiplient pas ou très faiblement, et que la population déjà plus ou moins réduite continue à décliner, comme cela a lieu dans les cultures épuisées de nourriture. C'est qu'en effet, au lieu de provoquer la formation de Bactéries et de masses zoogléiques abondantes, dans lesquelles les Paramécies viennent paître, le nouet reste en quelque sorte inerte; on ne le voit pas se recouvrir à sa surface de ce dépôt muqueux ou floconneux qui indique une végétation active des microorganismes dont les Paramécies se nourrissent; sa surface reste unie et propre comme au moment où il vient d'être immergé, et cet aspect peut persister pendant plusieurs semaines. Cette stérilité du nouet peut s'expliquer de deux façons : on peut supposer que tous les germes qu'il récelait ont été tués par la chaleur de l'eau bouillante dans

laquelle on l'avait plongé avant de le placer dans la culture, ou bien que ces germes manquaient sur les fragments de feuilles contenus dans son intérieur. Il suffit alors de le remplacer par un autre nouet pour voir le plus souvent la production des microphytes et la multiplication des Paramécies qui s'en nourrissent.

La seconde cause d'accident qui menace les cultures est plus sérieuse, car elle peut déterminer subitement la mort de la population la plus abondante, et rendre la culture impropre à tout repeuplement. C'est celle qui est due au développement d'une toxine par les organismes formés autour du nouet. Quoique rare, je l'ai observée plusieurs fois. Elle se manifeste de la manière suivante. Dans une culture où abondaient peu de temps auparavant les Paramécies, bien visibles avec la loupe ou même à l'œil nu, celles-ci cessent d'être aperçues, et si le liquide est suffisamment transparent, on observe un dépôt nuageux, blanchâtre, qui flotte au fond. Ce dépôt est entièrement formé par les cadavres, encore parfaitement reconnaissables, ainsi qu'on peut s'en assurer par le microscope, des Paramécies qui vivaient dans le liquide. Contrairement à ce qu'on observait dans le cas du nouet stérile, dont la surface reste parfaitement propre, dans celui qui nous occupe, elle est entourée d'une riche végétation de masses filamenteuses ou muqueuses, de dépôts zoogléiques, et des masses semblables flottent dans toutes les parties du liquide. Ce n'est donc pas le défaut de nourriture qui a tué les animalcules. Tout naturellement, l'idée vient à l'esprit que leur mort est due à une substance toxique, à un produit de sécrétion microbienne développé par le nouet. Si, pour vérifier cette supposition, on introduit dans le liquide des Paramécies empruntées à une autre culture, on constate que celles-ci meurent au bout de peu de temps comme les premières. Il arrive cependant quelquefois qu'un certain nombre survivent et réussissent même à se multiplier, soit que la toxine d'abord produite ait disparu ou se soit atténuée, ou que ces individus survivants soient doués d'une immunité propre qui les fait résister à l'influence délétère du milieu. J'ai observé ce genre d'accidents non seulement dans les cultures normales, mais aussi dans

celles contenant un corps dissous, sel ou autre. C'est ainsi que j'ai vu disparaître inopinément des colonies de Paramécies que je cultivais depuis un grand nombre d'années (9 ans et plus). Il était donc bon d'être, je le répète, prévenu de la possibilité de cette cause de destruction des colonies, afin de n'être pas tenté d'attribuer toujours leur disparition à l'influence de la substance ajoutée au liquide de culture.

Je signalerai enfin une dernière cause d'anéantissement des colonies qui, quoique n'ayant pas de rapport direct avec les faits exposés dans ce travail, est intéressante à connaître au point de vue de la physiologie de la reproduction des Infusoires : je veux parler de la fin naturelle des colonies par l'effet de la vieillesse.

J'ai déjà dit qu'un grand nombre des expériences qui seront relatées plus loin ont été faites sur des Paramécies provenant de cultures entretenues depuis neuf ans, et qui, aujourd'hui encore, sont en pleine prospérité, car les Paramécies s'y multiplient activement. Mais leur propagation n'est pas indéfinie, au moins dans les conditions où elles vivent dans nos cultures, comme le prouve l'histoire d'une de ces cultures observée pendant une période de 16 années.

En juin 1878, javais recueilli dans une conserve une certaine quantité d'eau de mare dans laquelle vivaient parmi d'autres organismes en grand nombre, Infusoires ciliés de diverses espèces, Rhizopodes, Rotateurs, etc., des *Paramæcium aurelia* très nombreux. Dans le cours du même mois, ceux-ci entrèrent en conjugaison et se multiplièrent activement sous l'influence d'une alimentation abondante entretenue par des nouets remplis de substance végétale que je renouvelais de temps en temps. Grâce à cette riche nourriture, la petite mare artificielle s'était transformée en une véritable culture de Paramécies, car celles-ci avaient pris graduellement le dessus, tandis que les autres organismes disparaissaient dans la même mesure, sauf quelques Rotateurs (*Rotifer vulgaris*, *Philodina megalotrocha*), qui s'étaient refugiés dans l'épaisse forêt d'Oscillaires, de Clostéries et autres Algues microscopiques qui tapissait le fond et les parois du vase. Les Paramécies prospérèrent pendant de nombreuses années

et voyaient augmenter leur quantité par des colonies nouvelles qu'elles servaient à former à diverses époques. Mais vers l'année 1892, c'est-à-dire après 14 années d'existence, leur multiplication se ralentit sensiblement, et leur taille avait beaucoup diminué ; elles étaient devenues petites et grêles, presque pas visibles même à la loupe, et finalement elles avaient totalement cessé de se multiplier en 1894. Dans le cours de cette même année, toutes les Paramécies disparurent graduellement dans les diverses colonies qui en avaient été formées. La durée totale de leur propagation avait donc été de 16 années. Je ferai à une autre occasion la relation détaillée de cette longue observation, la plus longue, je crois, à laquelle ait jamais été soumise une colonie de Cilié quelconque.

Influence des propriétés osmotiques et chimiques des sels sur les Paramécies.

Après ces préliminaires sur les cultures normales du *Paramæcium aurelia*, j'arrive à la relation des expériences que j'ai entreprises sur cette espèce, et qui consistent à modifier la composition chimique du liquide de culture par les sels, afin d'observer les modifications que le nouveau milieu exerce sur cet organisme. Je parlerai d'abord des effets observés avec le sel marin, employé à divers degrés de concentration, comme étant la substance qui m'a donné les résultats les plus intéressants, j'exposerai ensuite ceux obtenus avec d'autres corps.

C'est un fait bien connu de tous les expérimentateurs que les organismes se plient avec la plus grande facilité aux changements survenant dans le milieu qu'ils habitent, pourvu que l'agent modificateur n'exerce pas une action trop toxique s'il est de nature chimique, ou ne dépasse pas une certaine intensité si c'est un agent physique. Mais on sait aussi que cette faculté d'adaptation s'exerce d'autant mieux et d'une façon d'autant plus durable que la modification du milieu est plus lente et plus graduelle. Deux conditions tenant l'une au milieu et d'ordre tout physique, l'autre dépendant de l'organisme et de nature toute vitale, concourent donc à produire l'accoutumance

au milieu modifié. Cette dernière propriété, comme toutes les actions vitales, présente les différences les plus considérables chez les divers individus d'une même espèce. C'est cette double condition des phénomènes de tolérance que je me propose d'étudier chez l'humble animalcule que j'ai choisi pour sujet de mes expériences. Il s'agit de l'adaptation du *Paramæcium aurelia*, Infusoire cilié des eaux douces, aux solutions salines plus ou moins concentrées.

Nos expériences se diviseront donc, d'après ce qui vient d'être dit, en deux catégories : dans la première nous montrerons les très grandes différences individuelles de l'espèce dans sa résistance aux solutions salines concentrées ; dans la seconde, nous ferons voir les modifications morphologiques et physiologiques qui peuvent être considérées comme le résultat de son adaptation au milieu salin. Mais avant d'aborder cette étude, nous devons rappeler d'abord quelques faits généraux concernant les phénomènes physico-chimiques des cellules mises en présence des solutions salines, faits dont nous sommes surtout redevables aux travaux récents des botanistes, mais qui offrent un égal intérêt pour les organismes animaux.

On sait que sous le nom de *plasmolyse* les botanistes décrivent un phénomène particulier que présentent les cellules végétales en présence des solutions concentrées des substances salines ou organiques. Il consiste en ce que la couche de protoplasma qui revêt intérieurement la paroi de cellulose se sépare de celle-ci et se retire plus ou moins à l'intérieur de la cellule. On explique ce retrait ou cette contraction du protoplasma par l'attraction que le sel extérieur exerce sur l'eau du suc cellulaire, qu'il pompe en quelque sorte à travers la membrane cellulosique, laissant à l'intérieur de la cellule les substances dissoutes dans cette eau. Le protoplasma, appauvri de sa partie liquide, revient sur lui-même, se contracte, se *plasmolyse*, suivant l'expression des botanistes, et abandonne la paroi cellulaire. Ce mouvement de retrait du protoplasma s'arrête au moment où la concentration des substances cellulaires dissoutes devient égale à celle de la solution saline extérieure. A ce moment, il y a équilibre entre les forces attractives ou osmo-

tiques intérieure et extérieure, et l'aspect de la cellule plasmolysée ne se modifie plus désormais, du moins aussi longtemps que les conditions ambiantes restent les mêmes.

H. de Vries (34) a montré que cet état d'équilibre intérieur et extérieur peut être obtenu sans qu'il y ait plasmolyse préalable. Il suffit pour cela de mettre la cellule en contact avec une solution saline dont le pouvoir osmotique ait la même intensité que celui des sels dissous dans le liquide cellulaire, lui fasse équilibre, et ne provoque par conséquent aucune élimination de l'eau intérieure, aucune contraction protoplasmique, et par conséquent aucune plasmolyse; les deux solutions sont dites alors isotoniques. De Vries a établi aussi que les différents sels ne sont pas isotoniques au même degré de concentration (c'est-à-dire à poids égal pour même quantité d'eau) avec le contenu cellulaire et que cette différence tient à la constitution intime des sels, principalement au nombre de leurs molécules en rapport avec leurs poids moléculaires. Il a montré en outre que les solutions de ces sels qui, sous le même volume, contiennent le même nombre de molécules sont isotoniques entre elles, c'est-à-dire possèdent le même pouvoir osmotique, et qu'elles ont un mode d'action analogue sur le contenu des cellules végétales, provoquent au même degré leur plasmolyse ou laissent le contenu intact, lorsqu'elles sont isotoniques avec ce contenu. Pour faire ces solutions isotoniques ou équimoléculaires, on se guidera d'après les poids moléculaires des sels, en considérant que le nombre des molécules salines est d'autant plus considérable, pour une même concentration, un même poids de sel, que le poids moléculaire est plus faible; il faudra prendre de chaque sel une quantité en poids proportionnelle à son poids moléculaire[1]. Si nous avions, par exemple, à faire une solution de bromure de sodium isotonique avec une solution de sel marin ou chlorure de sodium à 0,30 p. 100[2], les poids molé-

1. On peut se faire une idée grossière mais exacte de ces quantités moléculaires en se représentant les nombres inégaux de globules de liège, de bois, de verre et de métal qu'il faudrait prendre pour avoir un même poids de chaque sorte de globules. Il est clair que, par contre, à des nombres égaux des différents globules correspondraient des poids inégaux de chaque sorte.

2. Nous avons choisi cet exemple en raison de l'intérêt que la solution de NaCl à 0,30 p. 100 nous offre dans son action sur les Paramécies.

Mars 1899.

culaires étant de 58,5 pour NaCl et de 103 pour NaBr, on établirait le rapport $\frac{58,5}{103} = \frac{0,30}{x}$ d'où l'on tirerait $x = 0,53$. La solution de bromure de sodium à 0,53 p. 100 sera par conséquent isotonique avec la solution à 0,30 p. 100 de NaCl. Pour l'iodure de sodium, dont le poids moléculaire est de 150, on obtiendrait par un calcul semblable 0,77 p. 100 comme la solution de NaI isotonique avec les deux précédentes.

Nous avons supposé dans l'exemple précédent le cas où il s'agit de sels de même base alcaline avec un seul atome de métal par molécule. Si le sel était à 2 ou 3 atomes par molécule ou à métal alcalino-terreux, on baserait ses calculs sur les coefficients isotoniques que **de Vries** a établis pour chaque sorte de sel, mais comme nous n'avons pas fait usage dans nos essais de sels de ce genre, non plus que de solutions organiques, dont **de Vries** a donné également les coefficients isotoniques, nous n'insisterons pas sur les procédés destinés à obtenir avec ces différents corps des solutions équivalentes dans leurs effets.

Ces travaux sur la plasmolyse des cellules végétales ont été le point de départ d'un grand nombre de recherches que les botanistes ont effectuées touchant l'action des sels sur la croissance des végétaux les plus variés. Ils ont constaté que, dans beaucoup de cas, ces organismes se remettent des modifications causées par le changement de milieu, qu'ils s'y adaptent même, soit en conservant leurs caractères normaux, soit en se modifiant dans leurs organes végétatifs ou reproducteurs.

Pour le monde animal, la grande division des animaux aquatiques en espèces d'eau douce et espèces d'eau salée ou d'eau de mer a inspiré depuis longtemps aux physiologistes l'idée d'entreprendre des expériences dans le double but : 1° de chercher à accoutumer de telles espèces d'un de ces deux milieux à vivre dans l'autre milieu ; 2° de déterminer le mécanisme de la mort qui survient très souvent lorsque le changement de milieu se fait d'une manière trop brusque. Sous ce dernier rapport, les uns ont supposé que la mort des Poissons et autres animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer était le résultat

d'une véritable intoxication due à l'absorption du chlorure de sodium par le tégument, que l'eau de mer agissait par conséquent sur l'organisme par ses propriétés chimiques (**Plateau**), tandis que les autres, tels que **Paul Bert**, **Paul Regnard**, **Massart**, etc., attribuent la mort à des courants osmotiques qui s'établissent à travers la peau et l'épithélium des branchies, s'il s'agit des Poissons. Lorsque le milieu extérieur est de l'eau salée, ces courants exosmotiques privent le sang et les tissus de la plus grande quantité de leur eau, et amènent la mort par un mécanisme analogue à la plasmolyse des végétaux; lorsqu'il est de l'eau douce, les courants endosmotiques produisent le phénomène inverse, de la turgescence, c'est-à-dire le gonflement des tissus, principalement de l'épithélium des branchies; ils deviennent dès lors impropres aux échanges gazeux, et la mort est simplement le résultat de l'axphyxie. Ces faits, connus depuis longtemps (expériences de **Beudant**, **Plateau**, **P. Bert**, **de Varigny**, **Paul Regnard**, **Ch. Richet**, **Gogorza**, etc.), rentrent complètement dans l'ordre des phénomènes osmotiques, qui, suivant les cas, règlent ou troublent l'état d'équilibre entre les liquides intra-organiques et ceux du milieu ambiant; ils sont par conséquent de nature toute physique, mais se compliquent aussi, dans certains cas, comme nous le verrons, d'une action chimique de ce milieu sur les organismes qui y sont plongés.

Cette influence chimique du milieu sur les cellules vivantes est d'abord mise en évidence par les nombreux faits décrits sous le nom de chimiotactisme, et qui montrent l'attraction et, dans certains cas, la répulsion qu'exercent sur les cellules libres (leucocytes, zoospores, spermatozoïdes) et les organismes simples les plus divers (Flagellés, Ciliés, Rhizopodes, Bactéries, etc.), un grand nombre de substances chimiques. Ce sont là de purs phénomènes de sensibilité au contact, n'impliquant aucune combinaison de la matière organique avec la substance chimique, mais il existe aussi des faits prouvant une véritable pénétration de diverses substances à l'intérieur de la cellule vivante. La pénétration de diverses matières colorantes qui vont se fixer sur le protoplasma ou le noyau de la cellule sont des faits de cet ordre bien connus. **De Vries** a observé la pénétration de

l'urée et de la glycérine dans les cellules végétales. On y a même constaté la pénétration d'un sel, l'azotate de potassium, dont on a pu prouver directement la présence par un réactif approprié [1].

Mais ce n'est pas seulement par leurs propriétés spécifiques ou chimiques que les corps dissous et les solutions salines en particulier manifestent leur influence sur les cellules vivantes. Celles-ci agissent aussi par leur degré de concentration sur la sensibilité de ces cellules. Les conditions de cette sensibilité ont été surtout bien étudiées par **Massart**. Ses expériences, exécutées sur des Bactéries, des Infusoires ciliés et flagellifères, lui ont montré que les solutions salines agissent sur ces organismes en vertu de leur pouvoir osmotique, que les solutions faibles les attirent et les solutions fortes les repoussent, que cette répulsion est proportionnelle à leur coefficient isotonique et inversement proportionnelle à leurs poids moléculaires. Cette sensibilité à la concentration ou ce tonotactisme, ainsi qu'on l'a désignée, est gouvernée par conséquent par les mêmes lois que les phénomènes de la plasmolyse, mais tandis que celle-ci est de nature purement physique, le tonotactisme manifeste déjà une influence vitale, parce qu'il n'est pas une force aveugle comme la première, mais dépendante en partie de la volonté des organismes, ainsi qu'on le reconnaît aux efforts que ceux-ci font soit pour céder, soit pour résister à l'action des corps dissous. Une autre preuve de cette spontanéité d'action des organismes est que cette double influence attractive ou répulsive des sels s'exerce d'une manière fort inégale sur les différents individus d'une même espèce, les uns se laissant en quelque sorte entraîner mécaniquement par les courants osmotiques, tandis que les autres mettent une sorte de discernement à y céder ou à leur résister. Les nombreuses et intéressantes observations de **Massart** nous donnent une foule de preuves de cette sensibilité vitale à la concentration. La plasmolyse elle-même s'observe d'ailleurs chez les organismes étudiés par **Massart**. Lorsque des Infusoires ciliés ou flagellés pénètrent dans une

1. Le réactif de Molisch. Je cite ces derniers faits d'après l'intéressant mémoire de **Massart** (23, p. 544).

solution saline concentrée, ils subissent par élimination d'eau une sorte de ratatinement pendant lequel le corps se plisse diversement, et que **Massart** compare à la plasmolyse des cellules végétales. Une ressemblance plus parfaite lui est montrée par les Infusoires enkystés, la paroi du kyste pouvant être comparée à la paroi cellulosique de ces dernières cellules. Sous l'influence des sels suffisamment concentrés le corps plasmique se sépare de la paroi du kyste et se ramasse, en perdant plus ou moins sa forme, dans la cavité du kyste; l'analogie avec une cellule végétale plasmolysée devient alors presque complète. Pour un même sel essayé (azotate de potassium), la plasmolyse augmentait avec la concentration, mais au bout d'un certain temps, lorsque la concentration ne dépassait pas un certain degré, les kystes s'adaptaient à la solution et ne présentaient plus aucun signe de plasmolyse [1].

Massart a fait aussi quelques recherches sur l'accoutumance chez les Infusoires ciliés à l'état de vie active, notamment aux solutions de chlorure de sodium, mais comme c'est surtout de ce genre d'expériences qu'il sera question dans notre travail, nous nous réservons de revenir plus tard sur cette partie des recherches de **Massart**.

Après les travaux de **Massart** d'autres observations concernant l'action des corps solubles sur les Infusoires ont été faites par l'auteur japonais **Atushi Yasuda** (35). Elles sont publiées sous forme de communication préliminaire dans les *Annotationes zoologicæ japonenses*. L'auteur a essayé d'acclimater diverses espèces de Ciliés et de Flagellés (*Colpidium colpoda*, *Paramæ ciumcaudatum*, *Chilomonas paramæcium*, *Euglena viridis*, *Mallomonas*) dans les solutions de sucre de lait, de sucre de canne, de sucre de raisin et de sel commun. Les conclusions principales qui résultent de ces essais sont que des solutions isotoniques de ces diverses substances ne produisent pas des effets analogues sur ces organismes; qu'elles agissent plutôt par leurs propriétés chimiques que par leur concentration; que la

1. **Massart** ne nous apprend pas si les kystes sur lesquels il a opéré (kystes de Colpodes et de Vorticelles) sont restés vivants après la disparition de la plasmolyse. Nous reviendrons sur ce point dans la suite de notre travail.

limite à laquelle l'acclimatation est encore possible est beaucoup plus basse pour la solution salée que pour les solutions sucrées. Nous dirons plus loin à quel résultat spécial **Yasuda** est arrivé pour *Paramæcium*.

Pour cette même dernière espèce, **Jennings** (19) a constaté surtout sa grande affinité pour l'acide carbonique dissous en faible quantité, tandis qu'une solution forte la repousse. Elle est repousée aussi par les solutions alcalines faibles ou fortes; elle est indifférente au sucre, à la glycérine, à l'urée. Sa sensibilité à la concentration avait déjà été très bien constatée par **Massart** (23, Appendice).

En terminant ce court exposé historique des recherches sur l'influence des solutions salines sur les Infusoires, il me reste à faire une remarque relativement à une expression que les auteurs ont souvent employée pour désigner un des principaux effets de ces solutions sur ces organismes. C'est celle de *plasmolyse*, dont ils se servent couramment, à l'exemple des botanistes, pour décrire l'état de contraction du protoplasma produit par la soustraction d'eau qu'enlèvent à celui-ci les courants exosmotiques. Ce terme, qui renferme dans son étymologie le verbe λύειν, détacher, séparer (λύσις séparation), convient très bien aux cellules végétales où le phénomène en question se manifeste par la séparation du corps protoplasmique contracté de l'enveloppe cellulosique, mais il ne peut être appliqué aux cellules animales, qui sont le plus souvent dépourvues d'enveloppe, et, lorsque celle-ci existe, elle ne se sépare pas du protoplasma lorsque celui-ci se rétracte par suite de la perte de sa partie liquide. Cette rétraction du protoplasma se manifeste surtout par sa diminution de volume et l'aspect plus ou moins plissé ou ridé qu'il prend à sa surface, que celle-ci soit nue ou revêtue d'une mince membrane d'enveloppe, comme l'est par exemple la cuticule (dite aussi *pellicule*) de la plupart des Infusoires ciliés. Comme cette cuticule adhère intimement au plasma sous-jacent, elle suit celui-ci, lorsqu'il se contracte en perdant de l'eau, dans tous les plis et replis de la surface du corps, et ne s'en sépare sur aucun point de cette surface. Une plasmolyse analogue à celle qui se produit chez les végétaux n'existe que

dans les kystes d'Infusoires dont l'enveloppe, souvent épaisse et rigide, comparable sous ce rapport à l'enveloppe de cellulose des végétaux, se sépare du contenu protoplasmique rétracté à l'intérieur du kyste sous l'influence des réactifs ou des solutions salines. Pour tous les autres cas où cette séparation n'a pas lieu, il faut employer une autre expression pour désigner ce phénomène, et je propose dans ce but celle de *plasmorrhyse*[1] qui exprime l'aspect ridé que présente alors la cellule rétractée. Pour la même raison, elle s'appliquerait aussi à la contraction des cellules de l'organisme provoquée par une cause extérieure quelconque, les solutions salines par exemple : telles sont les déformations des globules rouges du sang observées par **Hamburger** (15, 15 *a*) dans ses recherches sur les coefficients isotoniques de ces éléments en présence des solutions salines et sucrées. On sait que les globules blancs et beaucoup d'autres cellules des Vertébrés et Invertébrés présentent cet aspect ridé ou chiffonné de leur surface sous l'influence des divers agents physiques ou chimiques.

Après nous être entendus sur la signification de ce terme, nous pouvons aborder l'étude de l'action des solutions concentrées de sel marin sur les Paramécies.

Effets des solutions concentrées de sel marin : à 1 p. 100, 0,75 p. 100, 0,50 p. 100. Expériences montrant l'inégalité de résistance individuelle des Paramécies à ces solutions[2].

Ces expériences peuvent se faire soit dans des petites éprouvettes d'une capacité de 10 à 20 centimètres cubes, soit sur des porte-objets creusés en cuvette. Dans cette dernière façon de procéder on peut suivre directement sous le microscope les modifications produites par le sel sur les Infusoires. Lorsqu'on expérimente dans des éprouvettes, l'observation se fait à la loupe, les Paramécies étant assez grandes pour être facilement observées même individuellement, ou bien l'on puise au moyen

1. De πλάσμα, forme, et ῥυσὸς, ride.
2. Les altérations produites par le sel étant toujours à peu près les mêmes, et ne variant que par l'intensité et la rapidité de leur production suivant le degré de la concentration, nous avons jugé inutile de renvoyer aux figures pour chaque cas en particulier, et l'on peut consulter dans la planche les figures 1 à 3 et leur explication pour avoir une idée générale de ces altérations

de la pipette quelques gouttes de liquide avec des Paramécies que l'on porte sous le microscope. Il m'a paru préférable d'employer le sel à l'état de solution plutôt que de l'ajouter à l'état solide au liquide de culture. On fait le mélange soit dans la petite éprouvette même lorsque celle-ci est divisée en centimètres cubes, soit dans un tube gradué d'où on le verse dans l'éprouvette. Comme il faut tenir compte pour la concentration à essayer de la quantité d'eau ajoutée avec les Paramécies, je prépare à l'avance des solutions à une concentration double de celle dont on veut étudier les effets, afin que par l'addition du liquide de culture le mélange soit amené au degré de concentration désiré. Exemple : pour obtenir une concentration du mélange à 1 p. 100, je verse dans le tube gradué 10 centimètres cubes d'une solution de sel à 2 p. 100, et j'ajoute la même quantité de liquide de culture, ce qui donne un mélange à 1 p. 100. On retourne plusieurs fois le tube pour obtenir un mélange intime des deux liquides avant de le verser dans l'éprouvette. Pour une concentration du mélange à 0,75 p. 100, je mêle de même parties égales de liquide de culture et d'une solution salée à 1,50 p. 100. On procède d'une manière analogue pour tous les autres degrés de concentration dont on veut observer les effets sur les Paramécies.

Examinons d'abord les effets de la plus forte concentration saline employée, celle à 1 p. 100. Comme c'est le premier exemple de ce genre d'expériences que je donne, je le rapporterai avec les indications chronologiques que je relève dans mon cahier d'observations.

Le 27 novembre, à deux heures deux minutes du soir, par une température de 15° C., je fais, comme il est indiqué ci-dessus, un mélange d'eau salée et de liquide de culture, mélange contenant 1 p. 100 de sel. Les Paramécies examinées aussitôt après, soit à la loupe, soit sous le microscope, ne présentent aucun trouble dans leurs mouvements, qui continuent comme dans l'état normal. Cependant la solution dépassant de beaucoup la concentration isotonique pour l'espèce [1], elles se montrent déjà

1. Nous indiquerons plus tard cette concentration pour les Paramécies.

fortement altérées dans leur forme, qui s'aplatit en une lamelle diversement plissée dans le sens longitudinal. La plasmorrhyse continuant à produire ses effets, elles sont bientôt tellement vidées de leur partie liquide qu'elles flottent comme de petits linges chiffonnés dans l'eau qui les baigne. La condensation du plasma a augmenté leur transparence, et à leur intérieur les deux vésicules contractiles, largement dilatées en diastole, apparaissent comme de grandes vacuoles claires. La soustraction d'eau a paralysé leur contractilité, elles sont complètement immobiles ou s'élargissent même encore plus ou moins par l'afflux du liquide dans leur intérieur. J'explique cette réplétion non par une absorption de l'eau extérieure, mais par une accumulation du liquide imprégnant le plasma dans les vésicules qui fonctionnent, comme on sait, à la manière d'un organe rénal où ce liquide s'accumule avant d'être expulsé au dehors par leur contraction.

Poursuivant la marche des effets du sel sur nos Paramécies, nous ne trouvons, une demi-heure après le début de l'observation, que le tiers ou le quart vivantes parmi celles que chaque prise de la pipette ramène du fond du tube. Leur état exosmosé est toujours le même, mais leurs mouvements sont très ralentis; trop faibles pour nager au sein du liquide, elles se tiennent au fond parmi les morts et les mourants. Leur mouvement consiste en une rotation lente sur place, tournant tantôt à gauche, tantôt à droite autour de leur axe longitudinal. Par moments, elles se remettent à la nage, tout en continuant à tourner sur elles-mêmes, et présentent souvent le phénomène de la *diastrophie* [1]; puis leurs mouvements se ralentissent, elles deviennent immobiles, et aussitôt elles commencent à subir l'imbibition cadavérique. Cette imbibition, qui fait disparaître complètement l'aspect lamellaire et plissé que leur donnait la perte du liquide plasmique, remplace celui-ci par l'eau absorbée du dehors; le corps se gonfle, ses plis disparaissent, le plasma prend un aspect granuleux grisâtre, la cuticule se détruit par places, probable-

1. On sait que Perty (25) a désigné sous ce nom, chez les Infusoires, le phénomène consistant en un renversement de l'axe du corps dans la progression en avant.

ment dissoute par le sel, et ces parties dénudées donnent un accès plus large à l'eau ambiante, ce qui achève la décomposition. Quelques heures plus tard, il ne reste d'autre trace de l'Infusoire qu'un amas de granulations sans cohésion où l'on retrouve avec peine sa forme primitive. Si nous ajoutons que le noyau a disparu lui-même souvent par dissolution commençant déjà dans les derniers moments de la vie, ainsi qu'on peut s'en assurer par les réactifs qui montrent alors déjà le noyau plus ou moins diminué de volume, nous aurons tracé un tableau aussi complet que possible des altérations produites par la solution hyperisotonique de 1 p. 100 de sel marin sur nos organismes.

A mesure que nous nous rapprochons de la solution isotonique, les effets du sel deviennent de moins en moins intenses et rapides, la vie se prolonge davantage dans la solution, et les morts s'échelonnent sur un plus long espace de temps. Les causes de la mort sont toujours les mêmes, à savoir, la condensation du protoplasma par soustraction d'eau, la réplétion et la paralysie des vésicules contractiles, et finalement l'imbibition qui désorganise le plasma. Cette imbibition n'est pas par elle-même la cause mortelle ; elle est plutôt un phénomène *post mortem*, un symptôme de mort, comme la réceptivité qu'acquièrent à ce moment le protoplasma et le noyau pour les matières colorantes. La mort est vraisemblablement causée par la perte en eau que subit le protoplasma, perte que l'on peut proprement appeler une dessiccation au milieu de l'eau, si cette expression ne paraît pas trop hasardée. La ressemblance des animalcules ainsi desséchés au moyen du sel est réellement frappante avec ceux qui sont desséchés à l'air sur une lame de verre : même aspect racorni et plissé de leur corps, même réfringence de leur substance condensée par la perte de sa partie liquide ; même large dilatation des vésicules contractiles ; seuls, les cils vibratiles, qui sont des prolongements du protoplasma au travers de la cuticule, ont conservé leur souplesse et leur mobilité : ce sont les seuls organes qui n'ont pas perdu leur eau, et qui par suite continuent à fonctionner jusqu'au moment de la mort ; ils ne périssent que lorsque le plasma intérieur, dont ils sont une émanation, est désorganisé lui-même par imbibition d'eau à tra-

vers la cuticule. On peut démontrer par une expérience très simple que la soustraction d'eau est la seule cause des troubles physiologiques signalés; il suffit en effet de replacer nos animalcules dans de l'eau pure ou de diluer la solution saline par une suffisante quantité d'eau distillée pour leur voir reprendre leur aspect normal et recouvrer toutes leurs propriétés vitales abolies par le sel. On sait qu'il en est ainsi des cellules végétales plasmolysées replacées dans l'eau pure, pourvu que la solution qui a produit la plasmolyse ne soit pas trop forte, auquel cas le protoplasma reste contracté même dans ce dernier milieu [1].

Solution à 0,75 p. 100. — La plasmorrhyse est un peu plus tardive que dans la solution précédente, mais déjà au bout d'un quart d'heure presque toutes les Paramécies sont fortement exosmosées. C'est au moment où elle commence à atteindre son plus haut degré que les mouvements des animalcules, normaux jusque-là, se transforment dans cette singulière rotation sur place, autour de l'axe longitudinal du corps, dont j'ai déjà parlé; et c'est un curieux spectacle de voir ces petits corps, lorsqu'ils sont nombreux, rouler autour d'eux-mêmes pendant une demi-heure et plus, puis ralentir graduellement leurs mouvements, essayer de reprendre leur natation en ligne droite, puis s'arrêter pour tourner encore, devenir définitivement immobiles, s'imbiber d'eau et mourir. On pourrait croire que cette imbibition commence déjà dès le début de l'action du sel, car même avant tout indice de plasmorrhyse, on voit apparaître dans le plasma, principalement dans la partie postérieure du corps, de nombreuses vacuoles sphériques claires, pleines de liquide, que l'on serait tenté de prendre pour de l'eau qui a pénétré du dehors, mais que sa réfringence plus forte, semblable à celle du liquide qui remplit les vésicules contractiles au moment de leur diastole, me porte plutôt à croire formé par ce même liquide amassé sous forme de gouttelettes dans le plasma avant d'être attiré au dehors par l'action osmotique du sel; et, de fait, à une

1. Il en est de même des Paramécies plasmorrhysées par une solution saline trop concentrée, ou qui ont séjourné au delà d'un certain temps dans des solutions plus faibles. Replacées dans l'eau pure, elles s'imbibent comme celles qui sont restées dans la solution saline.

période plus avancée de cette action, toutes ces gouttelettes disparaissent, ce qui produit un affaissement de la région du corps qu'elles occupaient.

En raison de sa concentration moins forte que celle de la solution précédente à 1 p. 100, la solution à 0,75 p. 100 nous montre, déjà au bout d'un quart d'heure, un mélange plus complet d'individus morts et déjà plus ou moins décomposés, de moribonds imbibés, déformés par de grandes vacuoles aqueuses soulevant en bosses la surface du corps, d'autres individus à toutes les phases de la plasmorrhyse, et enfin de Paramécies à peine modifiées et douées de leur agilité ordinaire. C'est en effet un des phénomènes les plus remarquables de ces expériences que cette grande inégalité de résistance individuelle des Paramécies à l'action du sel. Ainsi, tandis que quelques-unes succombent déjà après un quart d'heure, comme nous venons de le dire, d'autres résistent pendant près de cinq heures dans cette solution à 0,75 p. 100, et cette inégalité de survie se prononce de plus en plus à mesure que la concentration se rapproche davantage de celle qui peut être considérée comme isotonique avec nos animalcules. Et pourtant tous ces individus si diversement résistants sont ceux d'une seule et même culture, où leurs générations se sont succédé pendant un laps de plusieurs années, soumises aux mêmes conditions de milieu, de température et de nourriture. Ces variations dans la résistance individuelle s'observent aussi chez les animaux supérieurs et l'Homme lui-même lorsque de grandes agglomérations d'individus sont exposées à une même influence pathogénique, une épidémie par exemple. Nulle ou à peine sensible pour quelques-uns, elle présente pour les autres une gravité pouvant aller jusqu'à la mort. Ce qui se passe en grand dans le cas que nous venons de supposer, notre microcosme en est l'image en petit, mais en même temps moins facile à interpréter, car si une foule de raisons peuvent expliquer ces différences de résistance dans une collection d'hommes ou d'animaux répandus sur un large espace et vivant dans des conditions très variées, il n'en est pas de même de nos animalcules, resserrés dans un étroit espace où les conditions d'existence paraissent identiques pour

tous. Nous donnerons plus loin d'autres preuves de cette différence constitutionnelle des animalcules de nos cultures.

Solution à 0,50 p. 100. — Si dans les deux solutions fortement concentrées précédentes nos populations d'Infusoires montrent des différences individuelles de survie pouvant aller d'un quart d'heure à deux ou trois heures, ces différences s'accentuent bien davantage dans les solutions modérément concentrées comme celle dont il s'agit maintenant. Ce ne sont plus seulement des individus isolés d'une même colonie qui présentent une résistance au sel plus forte que les autres, mais c'est toute ou presque toute la population de cette colonie qui l'emporte à cet égard sur celle d'une autre colonie de la même espèce : c'est ce qui ressortira très nettement des deux expériences suivantes.

1re expérience. Toutes les Paramécies de cette expérience proviennent d'un même individu sorti de conjugaison le 19 décembre 1891, et qui, depuis cette époque, avait produit une innombrable descendance dans des bocaux entretenus comme il est expliqué au commencement de ce travail. Au moment d'en soumettre un certain nombre à l'épreuve du sel (1er décembre 1897), tous les individus de cette culture ont un aspect parfaitement normal et continuent à se multiplier activement par division spontanée : c'est-à-dire que, après une période de sept ans, ils n'ont subi aucune modification dans leurs caractères spécifiques et les phénomènes de leur reproduction. A une heure un quart, ils sont placés dans la solution salée à 0,50 p. 100 ; la température de la solution est de 19° C. Dès les premières minutes de contact, ils présentent déjà un aspect très émacié, ils sont aplatis et plissés (plasmorrhysés). En même temps, les deux vésicules contractiles commencent à se dilater et de nombreuses petites vacuoles claires apparaissent dans le cytoplasma. Ces deux phénomènes tiennent à une seule et même cause : l'élimination du liquide plasmique sous l'influence de la solution salée et son accumulation dans les vésicules et le plasma avant sa sortie par exosmose. Dès que les vésicules ont commencé à se dilater, leurs contractions rythmiques ont cessé (paralysie en diastole), et cette dilatation va en augmentant jus-

qu'au moment de la mort, où elle devient énorme et où les vésicules apparaissent comme deux larges cavernes dans la substance du corps. L'aspect vacuolaire du cytoplasma ayant disparu chez la plupart des individus à ce moment, il est probable que c'est le liquide vacuolaire qui a passé dans les vésicules et les dilate à ce point. J'ai dit, en parlant des effets produits par les concentrations plus fortes, (à 0,75 p. 100 ou 1 p. 100) les raisons qui m'empêchent d'attribuer la formation des vacuoles intraplasmiques à la pénétration de l'eau du dehors.

Lorsque les Paramécies sont arrivées au degré d'altération que nous décrivons, elles sont généralement trop affaiblies pour se maintenir au sein de l'eau ; elles se laissent tomber au fond, où elles exécutent les légers mouvements sur place que nous avons précédemment décrits. Elles ne tardent pas alors à devenir immobiles et à subir le phénomène de l'imbibition, signe de mort, suivi lui-même de la désorganisation complète du cytoplasma. De trois à quatre heures après le début de l'expérience, il est rare d'en trouver encore quelques-unes en vie.

Il en est tout autrement de la même expérience répétée avec des Paramécies provenant d'une autre culture.

2e expérience. — Celles-ci sont, comme les précédentes, les rejetons d'un seul et même individu. Celui-ci avait été isolé le 21 février 1890, mais était d'une autre origine que le premier. Il avait formé aussi, depuis cette époque, d'innombrables générations parfaitement vigoureuses et prolifiques encore aujourd'hui. Une partie de ces Paramécies est mise dans la même solution saline à 0,50 p. 100 et à la même température de 19° C. Tous les premiers phénomènes provoqués par le sel, vacuolisation du plasma, dilatation et paralysie diastolique des vésicules contractiles, plasmorrhyse de plus en plus prononcée, sont identiques avec ceux observés dans la première expérience, à un moindre degré toutefois. Quelques morts aussi se produisent au bout d'un temps variable, et leur nombre augmente progressivement, mais ne s'élève pas au quart ou au tiers tout au plus des individus survivants. Ceux-ci continuent à résister, tout en se montrant très altérés et affaiblis ; ils n'abandonnent pas néanmoins les couches supérieures du liquide, où ils se meuvent

comme les individus ordinaires, quoique plus lentement. On pouvait s'attendre à ce que, comme dans l'expérience précédente, ils continuassent à s'altérer pour tomber finalement au fond et se détruire par imbibition. Bien loin de là, on reconnaît quelque temps après, à leurs mouvements devenus plus vifs qu'un changement s'est opéré dans leur état, et l'inspection microscopique confirme cette présomption : ils ont repris presque complètement leur forme et leur aspect normal; toute apparence de plasmorrhyse a disparu, de même les vacuoles claires, pleines de liquide, qui remplissaient naguère le plasma; les vésicules contractiles elles-mêmes ont repris leur volume et leurs contractions, bien que celles-ci ne se fassent encore qu'à de longs intervalles, une ou deux contractions seulement toutes les deux ou trois minutes. Par une sorte de réaction en sens inverse contre la cause qui avait produit la dilatation anormale des vésicules contractiles, celles-ci s'ouvrent beaucoup moins qu'elles ne le font normalement pendant la diastole, et n'apparaissent, au maximum de leur dilatation, que comme deux petits espaces clairs à peine perceptibles au milieu du plasma. On sait depuis les observations déjà anciennes de **Rossbach** que ce double phénomène de la diminution de la vésicule et du ralentissement de ses contractions se produit chez les Ciliés sous l'influence de l'eau salée, et précisément à la concentration de 0,50 p. 100 employée dans notre expérience (fig. 2). A cette différence près, une accoutumance complète paraît s'être produite chez nos animalcules pour l'eau salée à 0,50 p. 100; ils continuent en effet à y vivre parfaitement lorsqu'on leur donne la nourriture nécessaire à leur entretien et à leur multiplication comme nous l'avons expliqué plus haut. Nous reviendrons plus tard d'une manière plus spéciale sur ces faits d'accoutumance des Paramécies à l'eau salée, mais on peut voir dès ce moment, en comparant les deux expériences que nous venons de rapporter, qu'il existe de grandes différences entre individus de même espèce quant à leur faculté d'adaptation à un même milieu modifié. Nous renvoyons aussi à la seconde partie de ce mémoire l'examen des phénomènes intimes de cette adaptation chez les Infusoires.

Solution à 0,40 p. 100. — Les différences que nous venons de signaler entre nos Paramécies à forte résistance et à résistance plus faible vis-à-vis d'une solution à 0,50 p. 100, se manifestent encore au contact d'une solution à 0,40 p. 100, toutes choses égales d'ailleurs. Chez les deux sortes d'individus la plasmorrhyse commence au bout de quinze à vingt minutes, et elle est très prononcée chez tous après trois quarts d'heure de contact avec la solution salée. On observe aussi plus nettement que dans les solutions plus concentrées les différences individuelles qui existent à cet égard, en raison de la lenteur plus grande de l'action de la solution. Ce sont les individus les moins vigoureux, reconnaissables à leur taille plus petite et leur aspect plus clair, qui sont les premiers atteints; ils deviennent presque lamelliformes par l'aplatissement dorso-ventral du corps, tandis que ceux en meilleur embonpoint conservent leur aspect plein et cylindrique. Mais ceux-ci finissent aussi par perdre plus ou moins leur partie liquide en présentant les modifications accoutumées : aspect vacuolaire du plasma, dilatation plus ou moins prononcée des vésicules contractiles, paralysées en diastole. C'est à partir de ce point que se manifestent les différences entre les individus résistants et les individus non résistants, en d'autres termes entre ceux qui s'adaptent à la concentration et continuent à y revivre en récuperant tous leurs caractères normaux primitifs, et ceux qui, ne s'y adaptant pas, s'altèrent de plus en plus, meurent et se désagrègent. Nous avons vu que dans la solution à 0,50 p. 100, la proportionnalité des résistants, était de 0 pour notre culture à faible résistance; dans la solution à 0,40 pour 100, elle s'élève à près de moitié pour cette même culture, tandis que celle que nous avons appelée à forte résistance s'y était acclimatée en entier, sans une seule mort.

Malgré ce dernier résultat, la solution à 0,40 p. 100 ne peut pas être considérée encore comme la concentration isotonique pour nos Paramécies, puisque nous venons de voir que certaines cultures n'y résistent pas complètement. Celles qui y résistent en entier le font par une sorte réaction secondaire contre l'influence nuisible exercée par la solution. Cette influence s'est manifestée chez tous les individus, les résistants comme les non-

résistants, par le phénomène de la plasmorrhyse. Mais suivant le degré atteint par celle-ci, suivant l'intensité des troubles morphologiques ou physiologiques qu'elle a déterminés dans l'organisme de nos animalcules, ceux-ci les réparent par la réaction qui produit l'accoutumance, ou succombent à ces troubles s'ils sont trop intenses. La proportion des survivants étant déjà de moitié pour certaines cultures, ou de la totalité pour d'autres, lorsque la salinité est abaissée à 0,40 p. 100, on peut considérer cette concentration comme déjà fort rapprochée de celle qui pourra être considérée comme la concentration isotonique pour l'espèce que nous avons ici en vue. En effet, en diminuant successivement le titre de la solution saline, en passant par les concentrations à 0,37,5 p. 100, 0,35 p. 100, 32 p. 100 et 0,31 p. 100, dans lesquelles on voit s'abaisser progressivement le chiffre de la mortalité de nos cultures même les moins résistantes, en même temps que le nombre des individus plasmorrhysés devient de plus en plus faible, et la plasmorrhyse s'accentuer de moins en moins, on arrive à la concentration à 0,30 p. 100, qui donne une mortalité nulle avec absence totale de plasmorrhyse à aucun moment du contact de la solution saline. Cette *concentration à 0,30 p. 100* est donc celle où toute action osmotique a cessé de s'exercer entre le contenu de nos petites cellules animales et la solution saline extérieure; elle doit donc être considérée comme la *solution isotonique*, *pour le chlorure de sodium, avec le contenu de ces cellules*. Cette conclusion est confirmée par ce fait que non seulement les Paramécies de toutes provenances peuvent vivre pendant un temps indéfini dans cette solution à 0,30 p. 100, mais s'y multiplier aussi énergiquement que dans l'eau pure, lorsqu'on donne à cette culture salée les mêmes soins de nourriture et d'aération que nous avons indiqués pour les cultures dans l'eau pure. Les animalcules s'y trouvent naturellement adaptés en vertu des lois physiques de l'osmose, et n'ont aucun effort physiologique à faire pour s'équilibrer avec leur nouveau milieu : la vie des Paramécies dans ce milieu n'est donc pas un phénomène d'accoutumance proprement dit, comme dans les milieux à plus forte concentration saline; je possède plusieurs cultures salées

à 0,30 p. 100 de concentration, datant de près de trois mois, où les Paramécies se trouvent aussi abondantes que dans mes plus populeuses cultures d'eau pure.

Une question qui vient naturellement à l'esprit lorsqu'on connaît les observations qui existent dans la science touchant l'influence des changements chimiques du milieu ambiant sur les organismes vivants se présente aussi pour nos Infusoires d'eau douce mis au contact de l'eau salée. Ce nouveau milieu détermine-t-il dans la forme ou l'aspect de ces êtres un changement qui puisse être considéré comme réellement spécifique pour le chlorure de sodium? Cette influence des substances chimiques sur l'organisme a été démontrée par maintes expériences sur les plantes et les animaux que nous rappellerons dans la partie générale de ce travail. Pour les Protozoaires en particulier, les observations à ce sujet sont encore à peu près nulles. Je ne connais guère que celle de **Gruber** (13) sur un Héliozoaire, l'*Actinophrys sol*, dont une variété vit dans l'eau douce et une autre dans l'eau de mer. Ayant remarqué que cette dernière se distingue de la première par son protoplasma plus dense et granuleux, dépourvu de vacuoles, tandis que chez la forme d'eau douce le protoplasma est extrêmement riche en vacuoles qui lui donnent parfois un aspect spongieux, **Gruber** habitua cette dernière à vivre dans l'eau de mer, et constata que son protoplasma finit par prendre les caractères de celui de la forme marine, c'est-à-dire devint dense et granuleux, et perdit toutes ses vacuoles. De même, il réussit à transformer la variété marine en la variété d'eau douce par un changement inverse de leur milieu naturel. Pour les Infusoires, nous connaissons de nombreuses espèces qui vivent à la fois dans l'eau douce et dans l'eau de mer, mais on n'a guère signalé une différence de forme en rapport avec cette adaptation naturelle des individus d'une même espèce à ces deux différents milieux.

Les observations suivantes peuvent prendre place encore ici comme se rapportant également à l'influence du milieu chimique sur les Paramécies.

Influence de l'eau douce ou d'une solution saline plus faible sur les Paramécies modifiées par une solution antérieure plus concen-

trée. — Il ne s'agit ici que des animalcules qui, après avoir subi des modifications plus ou moins intenses par leur séjour dans une solution salée plus ou moins forte, sont placés ensuite dans une solution plus faible ou même dans l'eau pure ordinaire ou l'eau distillée. Nous nous occuperons par la suite de ceux qui, acclimatés dans l'eau salée et y vivant d'une façon tout à fait normale, sont replacés dans l'eau pure.

Massart (23, p. 553) s'était déjà livré à des essais de ce genre sur diverses espèces de Ciliés : *Glaucoma*, *Chilodon*, *Vorticella*. Les résultats étaient fort différents suivant que le passage des animalcules de l'eau salée à l'eau pure avait lieu d'une manière brusque ou plus ou moins graduelle par addition progressive d'eau pure à la solution saline. Dans le premier cas, ils ne tardaient pas à périr en présentant tous les signes d'une désorganisation rapide par imbibition : gonflement et paralysie des vésicules contractiles en diastole, vacuolisation du protoplasma, soulèvement et rupture de la cuticule. Lorsque, au contraire, la transition était lente et graduelle, on parvenait souvent à les faire vivre dans l'eau pure. En opérant de cette manière sur des kystes de Vorticelles préalablement placés dans une solution de nitrate d'ammoniaque à 30 p. 1000 du poids moléculaire de ce sel (environ 3 p. 100), **Massart** s'est assuré que le sel avait pénétré dans le protoplasma. Lavés à l'eau pure, puis traités par le réactif de Molisch, les kystes avaient pris intérieurement la teinte bleue caractéristique de l'action de ce réactif sur le nitrate. Nous reviendrons plus loin sur cette observation de **Massart**.

Dans nos observations, nous avons constaté que lorsque l'action du sel est peu prononcée, soit quand la concentration est faible, à 0,32 p. 100 ou 0,34 p. 100, ou que, plus forte, elle n'a pas encore agi longtemps, le phénomène principal de cette action, la plasmorrhyse, disparaît rapidement dès que par l'addition d'une suffisante quantité d'eau pure on fait descendre la concentration à un degré où le protoplasma peut reprendre dans le milieu ambiant l'eau qui lui a été enlevée par la concentration plus forte, c'est-à-dire à un degré inférieur au titre isotonique de 0,30 p. 100. Par suite de cette absorption d'eau, le corps

reprend sa turgescence normale, ses plis longitudinaux s'effacent, et il perd la réfringence particulière qu'il avait prise par l'effet de sa déshydratation et de la condensation du protoplasma qui est la conséquence de la perte d'eau. Le suc plasmique, qui s'était rassemblé sous forme de gouttelettes dans la substance du corps, ainsi que le liquide qui remplissait les vésicules contractiles en les distendant plus ou moins, sont résorbés graduellement par le plasma revivifié. Cette résorption se fait d'une manière fort lente, surtout pour les vésicules contractiles, qu'on trouve souvent encore, vingt-quatre heures après, plus ou moins dilatées et immobiles, alors que pour tout le reste l'aspect de l'animalcule est redevenu parfaitement normal. Elles finissent cependant par diminuer de volume et même beaucoup en deça de leurs dimensions normales et n'apparaissent plus que comme de petits points clairs dont on a beaucoup de peine à surprendre les contractions. Celles-ci ne se font qu'à de longs intervalles, effet habituel de l'action du sel, et ce n'est qu'après un séjour dans l'eau pure de plusieurs jours que les vésicules reprennent leur rythme normal.

Lorsque l'action du sel s'est fait sentir plus profondément, que l'animalcule gît immobile au fond du verre ou n'exécute que quelques lents mouvements de progression ou de rotation autour de son axe, que le plasma fortement ratatiné montre à son intérieur de larges vacuoles soulevant sous forme de saillies arrondies la surface du corps, si, à ce moment seulement, on vient à diminuer la concentration en ajoutant de l'eau pure, ou qu'à l'aide de la pipette on transporte les animalcules dans ce dernier liquide ou dans de l'eau distillée, on réussit souvent encore à les voir réparer les ravages causés par le sel et revenir à la vie active, mais les vésicules contractiles restent dilatées et immobiles, témoignant ainsi qu'elles ont été plus profondément atteintes que le reste de l'organisme. Beaucoup meurent sans aucun bénéfice de leur transport dans l'eau pure, et se détruisent par imbibition et diffluence. Ici encore nous observons dans cette action réparatrice de l'eau pure ces différences individuelles déjà constatées dans leur sensibilité au sel.

Signalons enfin, à propos de ces observations, l'analogie que nos animalcules présentent avec les cellules végétales plasmolysées, lorsque, mises au contact de l'eau pure, elles reprennent leur aspect normal et continuent à végéter. Dans une solution trop concentrée, la plasmolyse de ces cellules persiste comme son phénomène corrélatif la plasmorrhyse des cellules animales, et dans les deux cas la cellule meurt et se détruit. Mais elle peut survivre aussi, lorsque la solution ne s'éloigne pas trop de son isotonie avec le contenu cellulaire; c'est ce que nous avons vu pour les Paramécies, dont quelques-unes prospèrent fort bien dans une solution salée à 0,40 p. 100, tandis que d'autres y meurent plus ou moins rapidement. Cette solution permet donc à la vie de continuer comme dans l'eau pure, mais avec cette différence qu'elle commence par produire un trouble passager contre lequel les animalcules ont à lutter, ce qui constitue précisément le phénomène de l'accoutumance ou de l'acclimatement. Cette lutte consiste à se mettre en équilibre isotonique avec le milieu ambiant, et le mécanisme par lequel cet équilibre est obtenu varie suivant que le milieu est une solution salée ou de l'eau pure. Dans le dernier cas, qui est le plus simple, la cellule absorbe de l'eau jusqu'à ce que le contenu ait récupéré sa concentration physiologique : c'est le cas des Paramécies salées replacées dans l'eau pure. Dans le premier cas, l'équilibre isotonique peut se produire ou par une sécrétion intracellulaire de nouvelles substances qui se dissolvent dans le suc cellulaire et augmentent sa concentration, ou bien par la pénétration du sel extérieur dans l'intérieur de la cellule. Nous avons vu plus haut que Massart dit avoir réussi à démontrer la présence du nitrate d'ammoniaque à l'intérieur des kystes de Vorticelles placés dans une solution de ce sel. Cette pénétration est prouvée aussi par un grand nombre d'observations pour certaines matières colorantes qui sont absorbées par le protoplasma ou le noyau des cellules vivantes, faits trop connus pour que nous ayons besoin d'y insister ici. La coloration *intra vitam* du plasma ou du noyau des Infusoires par diverses matières colorantes n'est qu'un cas particulier de cette faculté d'absorption des sub-

stances solubles par les cellules vivantes, absorption rendue plus aisément saisissable par la fixation de la matière colorante dans la cellule.

L'expérience que nous avons réalisée en petit en transportant alternativement nos Paramécies de l'eau douce dans l'eau salée, et de celle-ci dans une eau moins salée ou dans l'eau douce, cette expérience se fait tous les jours sur une grande échelle pour de nombreuses espèces appartenant aux classes animales plus élevées, tant Vertébrés qu'Invertébrés. Il me suffira de rappeler ici les diverses espèces de Poissons qui passent alternativement une partie de leur existence dans l'eau douce et l'autre dans l'eau salée. Suivant **Massart** (23, p. 544), les Crevettes remontent l'Escaut jusqu'au delà d'Anvers, et il pense que la proportion des sels dans le sang doit être inférieure chez les individus vivant dans l'eau douce comparativement à ceux habitant dans la mer, ainsi que divers auteurs l'ont constaté pour d'autres espèces de Crustacés se retrouvant à la fois dans les deux sortes de milieux. Ces différences d'habitat qui se produisent ainsi d'une manière alternative et régulière pour les mêmes individus d'une espèce (de Poisson, par exemple) sont devenues fixes et permanentes pour ceux d'autres espèces, qui se trouvent amenés ainsi à vivre à la fois dans des eaux de salure différente ou même dans celles-ci et l'eau douce. Ces différences de milieux ont souvent déterminé des modifications dans les caractères morphologiques des espèces, principalement dans la taille. Nous trouvons un exemple remarquable de cette influence de milieu sur la taille chez les Poissons de la mer Baltique comparés à ceux de l'Océan, dans une même espèce. On sait qu'il y a une grande différence de salure dans l'eau des deux mers, la proportion du sel ne dépassant pas 4 à 5 p. 1000 dans la Baltique, tandis qu'elle s'élève à 36 p. 1000 dans l'Océan. Le professeur **K. Brandt** (2) a lu récemment, à la réunion de la Société zoologique allemande à Kiel, un intéressant mémoire où il montre que la taille des différents individus d'une même espèce de Poissons diffère beaucoup suivant qu'ils habitent l'une ou l'autre mer, les plus petits se trouvant dans la Baltique, moins salée, les plus grands dans l'Océan, dont l'eau contient une pro-

portion de sel beaucoup plus forte. Cette différence de taille, suivant **Brandt**, a une cause toute physique : la différence de pression osmotique à laquelle sont soumises les cellules de l'organisme, différence en rapport elle-même avec la proportion de sel contenue dans l'eau de mer. L'intérêt du sujet nous engage à transcrire ici un passage de la communication du professeur **Brandt** : « Der Einfluss des verschiedenen Salzgehaltes ist im Wesentlichen ein *physikalischer* und beruht auf der sehr bedeutenden Änderung des osmotischen Druckes. Bei Thieren die in Oceanwasser leben (von 36 p. 1000), ist das Protoplasma einem dauernden osmotischen Drucke von mindesten 20 Atmosphären angepasst. Wenn sehr jugendliche Individuen durch die Strömungen allmählich in halb so salziges Wasser übergeführt werden, z. B. in das der Kieler Bucht, so haben sie hier nur etwa halb so hohen Druck auszuhalten. Durch Änderung des osmotischen Druckes wird nach den Untersuchungen der Pflanzenphysiologen das Protoplasma in den Zustand der Plasmolyse übergeführt und stirbt ab, wenn es nicht im Stande ist seine Permeabilität für Salze durch Änderung seiner Beschaffenheit zu ändern » (2, p. 27).

Nous reviendrons dans la deuxième partie sur ces observations relatives à l'influence du degré de salure de l'eau sur la taille des animaux; nous citerons d'autres faits se rapportant au même sujet, et nous ferons connaître nos observations person nelles faites sur les Paramécies.

Étude de l'action de quelques sels autres que le chlorure de sodium. — Le sel marin n'est pas le seul composé de sodium dont nous ayons expérimenté les effets sur les Paramécies. Nous avons essayé aussi l'action de deux autres sels halogènes de cette base : le bromure et l'iodure de sodium. Le coefficient isotonique de ces deux sels étant le même que pour le chlorure de sodium, d'après **de Vries**, il sera facile d'en obtenir des solutions dont la concentration soit isotonique avec celle de 0,30 p. 100 de chlorure de sodium, en nous basant sur leurs poids moléculaires respectifs, qui est de 103 pour le bromure et de 150 pour l'iodure de sodium. Un simple calcul de proportions

nous donne 0,53 p. 100 comme la concentration du bromure de sodium isotonique avec notre solution à 0,30 p. 100 de chlorure de sodium, et 77 p. 100 comme la concentration isotonique avec cette même solution pour l'iodure de sodium. Suivant notre façon d'opérer, nous préparons avec chacun de ces sels une solution d'un titre isotonique double, soit 1,06 p. 100 pour NaBr, et 1,54 p. 100 pour NaI. Nous mélangeons 10 centimètres cubes de chaque solution avec la même quantité de liquide de culture contenant de nombreuses Paramécies, ce qui nous donne 20 centimètres cubes de mélange à la concentration isotonique correspondant à 0,30 p. 100 de chlorure de sodium pour chaque sel. Les Paramécies sont examinées d'instant en instant jusqu'à ce que nous jugions que la solution ait produit tous ses effets. On n'observe à aucun moment les phénomènes de la plasmorrhyse : ni ratatinement et plissement longitudinal du corps, ni vacuolisation du plasma et dilatation permanente des vésicules contractiles en diastole. Il y a donc équilibre parfait dans la pression osmotique à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule, et les solutions, à la concentration indiquée pour chaque sel, sont donc bien isotoniques à celle de 0,30 p. 100 de chlorure de sodium. La seule modification observée concerne les vésicules contractiles, qui sont plus petites qu'à l'état normal, même au moment de leur expansion extrême, et à ce défaut d'amplitude de leurs contractions correspond une diminution du nombre de celles-ci. Chez un individu plongé dans la solution de NaBr, j'ai compté trois contractions à la minute au lieu de cinq à six, qui est leur nombre normal pour l'espèce, à la même température de 20° C. Les contractions deviennent plus lentes et surtout plus irrégulières après un séjour plus prolongé, de vingt à vingt-quatre heures, dans la solution soit de NaBr, soit de NaI. Dans cette dernière, il s'écoulait, chez divers individus 24, 50, 53, 60, 75, 94 et même 120 secondes entre deux contractions successives; pour une même vésicule, j'ai compté d'abord 35, puis 36 secondes à la contraction suivante. Sauf cette modification dans le rythme des contractions de la vésicule, on n'observait aucune différence avec l'état normal des Infusoires : même vivacité et caractère des mouvements ciliaires,

même aptitude à la propagation par division, qui m'a paru se faire dans le même temps que dans l'eau pure (environ une heure depuis le début de l'étranglement médian du corps jusqu'à sa séparation complète en deux moitiés). Bref, dans les deux solutions de NaBr et NaI, à la concentration indiquée pour chaque sel comme isotonique à 0,30 p. 100 de NaCl, tous les phénomènes de la vie s'accomplissent chez nos Paramécies de la façon la plus normale, sauf les pulsations des vésicules contractiles, qui deviennent moins fréquentes et moins amples. Le trouble, pour être peu manifeste et localisé seulement, suivant les apparences, à ces petits organes, n'en doit pas moins entraîner des conséquences fâcheuses pour la vie, car nous n'avons jamais vu celle-ci se prolonger au-delà du sixième jour dans les solutions de bromure et d'iodure de sodium. L'opinion généralement admise d'après laquelle les vésicules des Infusoires sont des organes d'excrétion rénale reçoit donc une confirmation de ces faits, et l'action qu'exercent sur leurs fonctions les sels en question est une véritable observation de pathologie expérimentale *in minimis*. La cause de la mort est l'évacuation incomplète des produits de désassimilation du corps et la rétention de ces produits dans le protoplasma, où nous les avons fréquemment vues accumulées sous forme de ces petites masses cristalloïdes irrégulières, connues sous le nom d'*Exkretkörner* (fig. 4, 4 *a*). Schewiakoff, qui en a étudié la composition chimique, les a reconnues formées, au moins pour la plupart, de phosphate de chaux (29).

Si, d'après ce qui précède, on ne saurait attribuer à ces solutions une action osmotique, c'est-à-dire physique anormale sur l'organisme de nos Paramécies, d'un autre côté, on ne peut pas non plus admettre que leur influence sur ces êtres soit tout à fait inoffensive, puisque, comme nous venons de le voir, leur vie ne peut pas se prolonger indéfiniment dans ces milieux. On est par conséquent conduit à attribuer à cette influence une cause chimique ou, si l'on aime mieux, physiologique, pour employer une expression qui déguise notre ignorance des processus intimes d'échanges de matière qui s'accomplissent entre les cellules vivantes et les corps solubles en contact avec elles.

La voie d'absorption de ces corps est principalement la cuticule, mais on peut admettre aussi qu'ils pénètrent directement dans le protoplasma par les vacuoles alimentaires, où ils sont amenés par les courants de liquide qui y pénètrent en même temps que les particules nutritives pendant la préhension des aliments. C'est ainsi que les vésicules contractiles, qui ne sont que des parties différenciées du protoplasma, sont sans doute affectées par le sel dissous extérieur.

Les recherches physiologiques sur les sels de sodium appellent presque toujours la comparaison avec ceux de la base alcaline dont les propriétés chimiques sont les plus rapprochées de celles du sodium : nous voulons parler des sels de potassium. L'intérêt qui s'attache à l'action des sels de potassium sur les organismes inférieurs résulte surtout des célèbres expériences de **Herbst** sur les larves d'Oursins, chez lesquelles ils provoquent des modifications morphologiques spéciales qui les ont fait désigner par **Herbst** (16) sous le nom de *larves de kalium* [1]. Mes essais ont été faits avec les sels halogènes correspondants à ceux de sodium dont il a été précédemment question : les chlorure, bromure et iodure de potassium, lesquels, comme sels alcalins monobasiques, ont le même coefficient isotonique que les sels de sodium. En se basant sur cette dernière donnée et le poids moléculaire de ces sels, il est facile d'obtenir pour chacun la concentration isotonique correspondant à 0,30 p. 100 de chlorure de sodium ; savoir 0,38 p. 100 pour KCl, 0,61 p. 100, pour KBr, 0,85 p. 100 pour KI. J'ai déjà indiqué pour NaCl comment on obtient un mélange de la solution saline à essayer avec le liquide de culture à la concentration isotonique propre de chaque sel. Or, mis en contact avec nos Paramécies, les sels de potassium ne se montrent nullement isotoniques avec celles-ci, comme font les sels de sodium essayés antérieurement. En effet, au bout de peu d'instants, elles étaient toutes plus ou moins plasmorrhysées et présentaient les altérations ordinaires de la soustraction d'eau du protoplasma. Quoique exerçant des effets nuisibles semblables, nos trois solutions offraient des iné-

1. Ces modifications sont produites aussi par les sels de sodium, mais moins facilement.

galités dans leur mode d'action, le bromure agissant moins énergiquement et plus lentement que les deux autres, mais elles présentaient toutes cette identité qu'au bout de deux à trois heures de séjour dans la solution toutes les Paramécies avaient repris leur aspect normal : les plis de la cuticule avaient disparu, la forme était redevenue replète, les vésicules contractiles avaient récupéré leurs dimensions normales, et les vacuoles du protoplasma avaient disparu en grande partie. Mais ce retour aux conditions physiologiques ne persiste pas; il indique simplement que nos animalcules avaient commencé à réabsorber de l'eau enlevée par le sel, ce qui avait amené d'abord un retour apparent à la santé, puis l'absorption d'eau dépassant les limites normales, le protoplasma s'en était imprégné d'une trop grande quantité et s'était désorganisé par imbibition. Ici encore nous constatons une différence d'énergie entre la solution de KBr et celles de KCl et KI : tandis que dans ces deux dernières il n'y avait plus une seule Paramécie en vie vingt-quatre heures après, dans la solution de KBr, un grand nombre étaient encore vivantes après ce délai, et même après quarante-huit heures toutes n'avaient pas succombé, et sauf une plus ou moins forte vacuolisation du plasma, elles présentaient un aspect assez normal [1].

1. Pour compléter la description des effets que les sels de potassium exercent sur les Paramécies, je signalerai leur singulière influence sur les mouvements de ces Infusoires. Tandis que les sels de sodium ne provoquent rien de particulier sur ces mouvements, sinon une agitation plus ou moins persistante, au contraire, dès que nos Paramécies sont au contact des divers sels de potassium, non seulement des trois sortes de sels dont nous avons examiné ci-dessus l'action au point de vue des phénomènes osmotiques, mais de tous les sels de potassium en général, elles modifient la nature de leurs mouvements, ainsi qu'on peut l'observer facilement en les examinant à la loupe à travers la paroi du vase, ou mieux en les plaçant sur un porte-objet sous le champ du microscope. Leurs allures varient beaucoup suivant le degré d'excitation causé par le sel; c'est d'abord une agitation confuse et une fuite désordonnée dans tous les sens, puis bientôt chaque individu ne semble plus maître de ses mouvements; il s'arrête et tournoie horizontalement sur lui-même pour reprendre bientôt sa course en ligne droite. Après avoir exécuté plus ou moins souvent ce manège il s'arrête définitivement et le tournoiement devient continu et général. Il a lieu sur place parallèlement au plan du porte-objet. Lorsque les Paramécies sont réunies en groupe, c'est un curieux spectacle de les voir tournoyer les unes à côté des autres d'un mouvement uniforme assez rapide. Le sens de la rotation est le même pour tous les individus. L'animal étant supposé la face portant la bouche tournée à gauche et l'extrémité antérieure en avant, il pivote en arrière et exécute autour de son axe transversal un mouvement circulaire pendant lequel il reste constamment parallèle à la surface du porte-objet. Cette rotation sur place

En résumé, les sels de potassium ne sont pas plus propres à entretenir la vie des Paramécies que le bromure et l'iodure de sodium aux degrés isotoniques correspondants à la solution de 0,30 p. 100 de chlorure de sodium, qui seule est capable de produire ce résultat. Mais le mécanisme de la mort n'est pas le même pour les premiers sels que pour NaBr et NaI. Tandis que ceux-ci ne produisent aucune plasmorrhyse et déterminent la mort en paralysant les organes d'excrétion tout en permettant la survie pendant cinq à six jours, les sels de potassium commencent d'abord par enlever de l'eau au protoplasma, ce qui produit le phénomène de la plasmorrhyse, puis favorisent une absorption subséquente trop active d'eau, d'où désorganisation du protoplasma. Si nous admettons l'exactitude de la loi des coefficients isotoniques que de Vries a établie pour les cel-

dure souvent plusieurs heures, puis les mouvements reprennent peu à peu leur rythme normal, ou bien se ralentissent graduellement jusqu'à la mort de l'animal. En ajoutant au liquide quelques gouttes d'eau pure de manière à diminuer la concentration du sel, les rotations s'arrêtent pendant quelques instants, puis reprennent de plus belle pour s'arrêter encore à une nouvelle diminution, soit temporairement, soit définitivement suivant le degré de dilution acquis par la solution saline.

Je considère ce mode de mouvement des Paramécies sous l'influence des sels de potassium comme tout à fait caractéristique de ces sels, car je ne l'ai observé ni avec les sels de sodium, ni avec ceux d'aucune des autres bases que j'ai essayés à ce point de vue. Outre les trois sels halogènes de potassium dont il a été question plus haut, j'ai obtenu les mêmes effets sur les mouvements avec les carbonate, sulfate, azotate, phosphate, bichromate et même le cyanure de potassium. Ce qui prouve que c'est bien réellement la base alcaline qui est l'agent spécifique de ces mouvements anormaux, et non le corps acide combiné avec la base, c'est que tous les sels de potassium indistinctement, les moins nocifs, tels que le carbonate et le phosphate, comme les plus toxiques, tel que le cyanure, exercent une action identique sur les mouvements; et cela déjà à la même faible dose de 0,10 p. 100 à 0,12 p. 100, quelle que soit la nature du sel.

De quelle façon agit le sel? Est-ce par sa base alcaline seule ou par la combinaison de cette base avec un acide? C'est cette dernière manière de voir qui me paraît la plus probable, car une solution d'hydrate de potasse ou de potasse caustique, à la même dose de 0,10 p. 100 à 0,12 p. 100, n'amène aucun des effets observés avec les sels de cette base. Il en est de même de la soude à l'état d'hydrate ou de sels. Il faut par conséquent conclure à une action toute spécifique des sels de potassium sur les mouvements des Paramécies, ou pour mieux dire des Infusoires ciliés, car je l'ai observée chez un grand nombre d'espèces les plus diverses, telles que *Paramæcium bursaria*, *Colpidium colpoda*, *Euplotes charon*, *Stylonychia pustulata* et *mytilus*, *Metopus sigmoides*, *Lembadion bullinum*, *Uronema marinum*, etc., etc. Les individus en voie de division sont influencés comme les individus simples, et la division s'achève dans le même temps que dans les conditions normales.

On peut donner à ce phénomène, en raison de la nature des agents qui le déterminent, le nom de *rotation potassique*.

lules végétales, nous devons conclure que cette loi subit des exceptions pour les cellules animales, puisque nous voyons que des solutions, osmotiquement équivalentes, des sels de sodium et de potassium ne produisent pas les mêmes effets sur les Paramécies, les premières ne donnant lieu à aucune plasmorrhyse de la cellule, tandis que les derniers déterminent ce phénomène. Dans ses expériences sur les végétaux, de Vries a constamment admis que la solution saline ou tout autre corps soluble en contact avec la cellule n'exerçait aucune action chimique sur la paroi de celle-ci, et que par conséquent les phénomènes observés restaient dans le domaine des faits purement physiques. Cette paroi des cellules végétales étant formée de cellulose, substance très réfractaire à la plupart des agents solubles mis en contact avec elle, on pouvait très bien admettre qu'aucune action chimique de la part de ces agents ne venait troubler les effets déterminés par les courants osmotiques à l'intérieur de la cellule. Il n'en est pas de même de la membrane des cellules animales, et en particulier de la cuticule des Infusoires, susceptible, comme chacun sait, d'être attaquée par une foule d'agents chimiques. Les sels de potassium sont dans ce cas. Les modifications qu'ils déterminent dans la cellule ne sont donc pas purement physiques. Ils sont capables d'altérer chimiquement la paroi cellulaire, de modifier sa constitution intime et de favoriser la sortie ou la pénétration de l'eau à travers cette paroi altérée. C'est ce qui paraît avoir lieu dans les expériences que nous venons de rapporter. Le premier phénomène auquel donne lieu la cuticule modifiée par le sel est la sortie du liquide cellulaire, manifestée par la plasmorrhyse, puis la pénétration en excès de l'eau extérieure, suivie de l'altération du protoplasma et de sa mort, lorsque la cuticule s'est plus profondément altérée, voire dissoute sous l'influence du sel.

Si les trois sels de potassium que nous avons expérimentés produisent la même altération sur nos Infusoires, nous avons vu que cette altération était beaucoup plus intense pour le chlorure et l'iodure, qui les tuent en douze heures, que pour le bromure qui permet leur survie pendant plusieurs jours. Comme les trois solutions ont été employées à des concentrations équimolécu-

laires, qui auraient dû déterminer des modifications physiologiques identiques, on peut dire qu'il y a ici rupture d'équilibre entre la concentration de ces sels et les phénomènes osmotiques qu'ils déterminent, entre l'isotonie et l'isosmose. Les forces osmotiques ne sont donc pas les seules qui entrent en jeu dans l'action de ces sels sur les Paramécies; ils interviennent aussi par leur action chimique sur la membrane cuticulaire, qui laisse entrer ou sortir l'eau dans la mesure de l'altération que chacun de ces sels détermine sur elle.

Cette dérogation aux lois isotoniques a été constatée aussi par d'autres expérimentateurs dans des conditions bien diverses.

Hirschmann (18), d'abord, étudiant l'influence des sels neutres sur l'excitation des nerfs moteurs, a observé que pour produire cette excitation il faut employer des concentrations d'autant plus fortes que le poids moléculaire des sels est plus considérable, en d'autres termes que cette influence excitatrice des sels diminue avec l'augmentation du poids moléculaire : ainsi, par exemple, si l'on peut produire cette excitation avec une solution à 2,34 p. 100 de NaCl, dont le poids moléculaire est de 58,5, il faut, pour obtenir le même effet, porter la concentration jusqu'à 3,77 p. 100 avec l'azotate de sodium, qui a un poids moléculaire de 85, et de même jusqu'à 6,64 p. 100 avec l'iodure de sodium, dont le poids moléculaire est de 149,4. Or **Hirschmann** a constaté que cette loi ne se vérifiait pas pour les sels de lithium, lesquels, quoique possédant des poids moléculaires beaucoup plus faibles que les sels de sodium, ne produisent l'excitation des nerfs moteurs que par des concentrations bien supérieures à ces derniers. En exprimant la concentration encore active par une fraction du poids moléculaire, on obtient, en moyenne, 0,43 pour les sels de sodium, et 0,571 pour les sels de lithium. Après avoir admis que l'excitation des nerfs moteurs par les sels neutres a pour principale cause la soustraction par ceux-ci d'une certaine quantité d'eau au tissu nerveux, **Hirschmann** attribue aussi une part d'influence à l'action spécifique du sel, action variable suivant la nature de la base. La dérogation signalée pour les sels de lithium à la loi des solutions équimoléculaires tiendrait précisément à cette spécificité de la base en

déterminant une altération du tissu nerveux. Cette spécificité est démontrée encore par la nullité d'action des sels de potassium, lesquels, à aucun degré de concentration, ne provoquent l'excitation du nerf moteur, mais détruisent l'excitabilité du nerf en un temps d'autant plus court que la concentration est plus considérable.

Après **Hirschmann**, nous trouvons les intéressantes expériences de **Herbst** (16,16 *a*) sur l'influence des sels neutres sur le développement des larves d'Oursins. Après avoir montré que des quantités variables de ces sels ou de leurs solutions, ajoutées à l'eau de mer, déterminent des modifications morphologiques de diverse nature dans le développement de ces larves, et que cette influence modificatrice s'exerce en raison inverse des poids moléculaires des sels, ceux à faible poids moléculaire déterminant des changements évolutifs plus profonds que ceux à poids moléculaires plus forts, pour une même série de sels ou sels de même base métallique, **Herbst** a trouvé également une exception à la loi des pressions osmotiques, et cette exception lui a été également fournie par les sels à base de lithium, ainsi que nous venons de le voir pour **Hirschmann**. Mais tandis que ce dernier auteur avait trouvé que les sels de lithium, malgré leurs poids moléculaires plus faibles, agissent moins énergiquement (en d'autres termes, à des concentrations plus grandes) sur les nerfs moteurs que les sels correspondants de sodium, **Herbst** est arrivé pour ces mêmes sels à une conclusion inverse en constatant que le moins énergique, physiologiquement parlant, des sels de lithium, l'iodure, avec un poids moléculaire de 134, exerce encore sur le développement normal des larves d'Oursins une modification plus considérable que le plus fort des sels de sodium, le chlorure, avec un poids moléculaire de 58,5 [1]. Cette infraction à la loi des concentrations isotoniques, appliquée aux phénomènes physiologiques, a conduit **Herbst** à formuler pour les larves d'Echinodermes les deux propositions suivantes :

1. On sait en quoi consiste cette modification exercée par les sels de lithium sur le développement des larves d'Échinodermes : ils donnent lieu à ces formes larvaires connues sous le nom d'*exogastrulas*, et qui se caractérisent par la possession d'un intestin qui, au lieu d'être placé à l'intérieur du corps de la larve, est situé au dehors en manière d'appendice extérieur.

1° les rapports entre l'action physiologique des sels et leurs poids moléculaires n'existent que pour les sels à un seul équivalent d'acide d'un seul et même métal; 2° les différents tissus animaux sont inégalement perméables pour les sels de différentes bases métalliques : dans le cas particulier étudié par Herbst, les cellules épithéliales des larves d'Échinodermes sont probablement presque complètement imperméables pour les sels de lithium, tandis qu'elles se laissent traverser avec une facilité relative par les sels de potassium et de sodium. De cette dernière proposition Herbst tire la conclusion que les sels de lithium déterminent dans le contenu des larves une pression osmotique plus considérable que les solutions équimoléculaires des autres sels alcalins. On sait d'ailleurs que c'est à cette pression osmotique accrue de l'intérieur des larves que Herbst attribue les modifications morphologiques exercées par les sels de lithium sur le développement normal des larves d'Échinodermes.

Les faits que nous venons de rappeler ayant mis dans un jour particulier l'influence physiologique des sels de lithium, il était intéressant d'examiner si ces substances exerçaient aussi sur les Infusoires une action digne d'être notée.

De même que pour les sels précédents, nos essais ont porté sur le chlorure, le bromure et l'iodure de lithium, et nous avons préparé avec chaque sel une solution isotonique avec la solution de chlorure de sodium que nous avons reconnue elle-même isotonique avec le suc cellulaire interne de nos Paramécies, soit 0,30 p. 100 de NaCl. Les trois sels de lithium indiqués appartenant au même groupe de corps plasmolysants que le chlorure de sodium, on obtiendra facilement par la considération de leurs poids moléculaires les concentrations de 0,22 p. 100 pour LiCl, de 0,45 p. 100 pour LiBr, de 0,69 p. 100 pour LiI, comme respectivement isotoniques, pour chaque sel, avec 0,30 p. 100 de NaCl [1]. Le mélange de la solution saline avec le liquide contenant les Paramécies est fait d'après les précédentes indications, c'est-à-dire 10 centimètres cubes de la concentration

1. Les chiffres ci-dessus indiquent en nombres ronds les proportions des sels de lithium qui entrent dans les solutions, afin de faciliter la préparation de celles-ci.

doublée est mélangée avec la même quantité de liquide de culture pour obtenir 20 centimètres cubes de mélange à la concentration simple indiquée pour chaque sel. Les trois solutions sont bien à la concentration isotonique avec 0,30 p. 100 de sel marin, et isotoniques aussi avec le suc cellulaire de nos Infusoires, car ceux-ci ne montrent à aucune époque de leur séjour dans la solution lithinée l'aspect plissé et ratatiné indiquant la soustraction de l'eau intérieure par la solution salée ambiante [1]. Sous ce rapport, les sels de lithium se comportent comme ceux de sodium, et diffèrent des sels de potassium, lesquels, comme nous l'avons vu plus haut, déterminent, à des concentrations équivalentes, un degré plus ou moins accusé de plasmorrhyse. Ils diffèrent aussi des sels de potassium en ce qu'ils ne modifient en aucune manière les mouvements des Paramécies; ils ne provoquent pas cette rotation sur place si caractéristique de ces derniers sels ou rotation potassique [2].

Pendant les premières heures de leur contact avec les trois solutions lithiniques, les Paramécies ne paraissent nullement affectées, et nous venons de signaler l'absence totale de plasmorrhyse, malgré les grands écarts que les trois sels présentent dans leurs concentrations respectives, la solution iodurée étant trois fois plus forte que la solution chlorurée. Ce caractère négatif démontre bien que les trois solutions sont au même titre isotonique, mais des différences ne tardent pas à se manifester dans leur mode d'action physiologique, différences tenant à l'inégalité de leur action chimique sur la cuticule. L'altération de cette membrane entraîne toutes les conséquences ordinaires de la pénétration de l'eau : vacuolisation du protoplasma, gonflement et rupture de la cuticule, épanchement de masses sarcodiques claires, et finalement la mort par désagrégation ou diffluence.

Malgré la profondeur de ces lésions et l'aspect presque méconnaissable des animalcules, à cette dernière période de l'action

1. Il faut faire exception pour quelques individus de petite taille, presque avortés, comme il s'en trouve dans toutes les cultures les plus normales; ils semblent épuisés par le sel, comme aplatis, et montrent leurs vésicules contractiles plus ou moins largement ouvertes.

2. Voyez la note de la page 577.

des sels, ils continuent à se mouvoir encore assez activement jusqu'au moment de la mort, comme nous l'avons déjà constaté pour les concentrations de sel marin au delà du degré isotonique. Les phénomènes qui aboutissent à la mort s'échelonnent vraisemblablement de la manière suivante. La cuticule altérée par le sel de lithium favorise l'absorption d'une plus ou moins grande quantité du sel dissous extérieur; cette absorption augmente la concentration intracellulaire, et celle-ci, à son tour, détermine un appel de l'eau ambiante dans le protoplasma, qui se désorganise par excès d'eau et meurt. La cause de la mort par les sels de lithium est donc la même que pour les sels de potassium, c'est-à-dire le trouble qui empêche l'isosmose de s'établir malgré la présence d'une solution isotonique avec le contenu cellulaire, et ce trouble est dû à l'altération de la paroi cellulaire. Des trois sels employés, c'est l'iodure qui exerce l'action la plus intense et la plus rapide sur les Paramécies, le chlorure et surtout le bromure sont beaucoup moins énergiques. Leur survie ne dépasse guère, en moyenne, un ou deux jours dans le premier sel, tandis qu'elle peut s'étendre jusqu'à cinq ou six jours et plus dans les deux derniers sels.

Cette action des sels de lithium m'a donné encore l'occasion de constater les étonnantes variations individuelles que nos animalcules présentent dans leur résistance aux solutions salines. Tandis qu'un grand nombre présentent, déjà au bout de quelques minutes de contact, une vacuolisation considérable de leur plasma, avec leurs vésicules contractiles fortement dilatées et paralysées en diastole pour mourir et se décomposer totalement une ou deux heures plus tard, d'autres traversent presque sans altération une solution titrée à 0,69 p. 100 d'iodure de lithium, et ne succombent qu'après une semaine et davantage de séjour dans ce milieu. Ces individus résistants s'observaient d'ailleurs aussi parmi ceux qui avaient déjà subi une altération plus ou moins profonde par le sel, dont le plasma s'était rempli de nombreuses vacuoles et qui avaient leurs vésicules contractiles largement dilatées en diastole. Au bout de quelques heures, ils avaient presque complètement repris leur aspect normal, les vacuoles étaient disparues pour la plupart, et les vésicules, reve-

nues à leurs dimensions ordinaires, recommençaient à se contracter, mais avec le rythme très ralenti que l'on observe d'habitude sous l'influence des sels. Il ne se produisait qu'une seule contraction par minute, quelquefois même toutes les deux, trois ou quatre minutes seulement. La majeure partie du temps séparant deux contractions revenait à la période de repos qui suivait la systole ou à la diastole complète, cette dernière principalement. Les individus en voie de division spontanée parcouraient toutes les phases de la division dans le même temps que dans les conditions ordinaires, et ces phases ne présentaient parfois des irrégularités que dans la période ultime de la division, ainsi que je l'exposerai en détail en parlant des phénomènes de la division dans les milieux salés [1].

En diminuant la salinité par addition d'eau pure à une période où les Paramécies présentent déjà des altérations plus ou moins graves par le sel, on parvient à leur faire reprendre leur aspect normal lorsque les lésions n'ont pas dépassé un certain degré. Ce degré est indiqué par l'état des vésicules contractiles. Lorsque les vésicules n'offrent pas une dilatation excessive, par exemple, au point d'égaler presque la largeur du corps, l'altération, dans beaucoup de cas, n'est pas assez avancée pour que les animalcules ne puissent pas se rétablir complètement par l'eau pure; lorsque, au contraire, ces petits organes sont dilatés au point d'envahir la plus grande partie du corps, l'eau pure ne fait que précipiter la destruction en distendant par absorption les vésicules jusqu'à les faire confluer l'une dans l'autre et les transformer en une immense vacuole aqueuse, qui ne tarde pas à éclater en déterminant la diffluence de l'animal (fig. 3, B). Cependant quelques individus jouissent d'une vitalité telle qu'à l'état presque agonisant et devenus immobiles, le corps rempli de larges vacuoles qui le rendent difforme et que ne séparent que de minces lamelles de plasma, ils récupèrent en quelques heures leur aspect normal et la vivacité de leur mouvement par addition d'eau pure au milieu salé.

Ce retour à l'état normal d'animaux aussi profondément

1. Dans la 2e partie du Mémoire.

altérés est d'autant plus singulier que les expériences de mérotomie nous ont appris que ces Infusoires, contrairement à la plupart des autres espèces, ne régénèrent pas les parties de leur corps qui leur ont été enlevées, mais il faut remarquer que les animalcules, si complètement désorganisés qu'ils soient par les sels, n'ont rien perdu de leur substance, et ne se trouvent par conséquent pas dans les conditions des individus mérotomisés. Ils peuvent réparer les désordres de leur organisation troublée par une cause extérieure quelconque, mais ils ne sont pas en état de refaire de nouvelles parties : ils nous montrent bien par là la différence qui existe entre la réparation et la régénération organique.

Il était intéressant d'examiner comment se comporteraient en présence d'un sel de potassium ou de lithium les Paramécies dont la concentration du liquide intérieur avait été augmentée par une absorption antérieure de sel marin ; par exemple en les plaçant dans une solution de KBr au même degré de concentration isotonique que la solution de NaCl antérieure. Pour faire cette expérience, je mélange à 10 h. 20 du matin, dans une petite éprouvette, 4 cc. de liquide d'une culture à 0,30 p. 100 de NaCl avec la même quantité d'une solution de KBr à 1,22 p. 100 ; le mélange contient par conséquent 8 cc. de KBr à 0,61 p. 100, concentration isotonique avec 0,30 p. 100 de sel marin [1] (éprouvette n° 1). Comme expérience de contrôle, la même quantité de la solution bromurée était mélangée avec une quantité égale de culture dans l'eau pure (éprouvette n° 2). Une demi-heure après de nombreuses Paramécies sont tombées au fond de n° 2 et exécutent le mouvement de rotation caractéristique des sels de potassium que nous avons décrit précédemment. Dans n° 1, il n'y a au fond du liquide qu'un petit nombre de Paramécies nageant d'une manière normale. A 11 heures, toutes les Paramécies sont tombées au fond dans le n° 2, tandis que dans le n° 1 elles se tiennent dans toutes les hauteurs du liquide. A 4 heures, elles sont encore parfaitement

1. Les Paramécies vivaient depuis plus d'un mois dans la solution de sel marin, où elles s'étaient parfaitement acclimatées et multipliées en grand nombre.

intactes et vivantes, tandis que beaucoup sont mortes et décomposées dans n° 2. Le lendemain matin, il n'y a plus une seule Paramécie vivante dans ce dernier; par contre, les vivantes sont encore nombreuses et les mortes assez rares dans n° 1, où elles ne disparaissent pour la plupart que le surlendemain et jours suivants. La survie des Paramécies salées dans la solution de KBr a donc été beaucoup plus longue que celle des Paramécies d'eau pure dans la même solution bromurée. On peut expliquer ce résultat en admettant que le sel marin que renfermait la protoplasma des premières, en augmentant la concentration intérieure, avait beaucoup ralenti l'absorption du sel potassique extérieur, tandis que cette absorption avait eu lieu beaucoup plus facilement pour les Paramécies d'eau pure, à faible concentration intérieure. Les résultats étaient à peu près les mêmes en plaçant des Paramécies adaptées à 0, 30 p. 100 de sel marin dans une solution isotonique à 0,38 p. 100 de KCl. La survie se prolongeait également davantage pour celles-ci que pour les individus d'eau pure placés dans la même solution de sel potassique.

On peut faire la même expérience plus simplement en plaçant dans l'une des cuvettes d'un porte-objet à double cuvette 2 ou 3 gouttes de liquide de culture dans l'eau pure, et dans l'autre cuvette le même nombre de gouttes de liquide de culture dans l'eau salée à 0,30 p. 100. On ajoute dans chaque cuvette une goutte de la solution isotonique de KCl ou de KBr, et l'on porte immédiatement le porte-objet sous le microscope afin d'examiner comment les Paramécies se comportent dans les deux cuvettes. Sous l'influence du sel de potassium, les Paramécies de chaque cuvette ne tardent pas à entrer en rotation, mais ce mouvement est plus tardif et moins accentué chez celles de la culture salée que chez leurs congénères d'eau pure. Ces dernières sont aussi plus rapidement tuées par le sel de potassium que les premières : au bout de 24 heures elles sont toutes mortes et décomposées, tandis que les individus de la culture salée sont encore en grand nombre vivantes deux ou trois jours après le début de l'observation.

Si le liquide ajouté est une solution de sel marin supérieure

à 0,30 p. 100, le résultat serait encore en faveur des Paramécies adaptées à cette dernière concentration comparativement aux Paramécies d'eau pure. Exemple : je mélange 3 cc. d'une solution de sel marin à 0,30 p. 100 contenant des Paramécies bien adaptées avec la même quantité d'une solution du même sel à 1 p. 100. Le mélange sera formé de 6 cc. cubes de solution à 0,65 p. 100 de concentration. Or les Paramécies y sont restées pendant plus de huit jours parfaitement vivantes, et ne différaient de l'état normal que par leur taille un peu raccourcie, la faible fréquence des contractions des vésicules contractiles et leur petitesse à l'état de dilatation diastolique extrême. Cette concentration de 0,65 p. 100 de sel marin provoquait au contraire une destruction presque instantanée des Paramécies qui n'étaient pas préalablement adaptées à la proportion de sel indiquée plus haut. Cette adaptation n'assurait cependant pas une survie indéfinie à ces animalcules lorsqu'on élevait brusquement la proportion du sel comme dans l'expérience qui vient d'être rapportée. En augmentant au contraire la concentration par l'addition du sel en petites quantités à la fois, il se produisait une nouvelle accoutumance à la solution rendue ainsi plus forte, toutefois jusqu'à une certaine limite qu'il n'était pas possible de dépasser même par les doses de sel les plus graduellement ménagées. Nous reviendrons dans la 2e partie sur ces faits d'accoutumance échelonnée en nous occupant d'une façon spéciale de l'adaptation des Infusoires aux solutions concentrées.

Essais avec l'eau de mer. — J'ai fait une variante de cette expérience en employant au lieu d'une solution de sel marin de l'eau de mer pure ou coupée d'une quantité variable d'eau douce. A cet effet, j'ai préparé trois éprouvettes de 30 cc. de capacité en remplissant la première d'eau de mer pure, la seconde d'eau de mer coupée de moitié d'eau douce, et la troisième d'eau de mer coupée de trois quarts d'eau douce. J'ai plongé dans chaque éprouvette le nouet contenant la matière végétale servant à alimenter une culture de sel marin à 0.50 p. 100 contenant de nombreuses Paramécies bien adaptées depuis plus de deux mois. Le nouet était couvert d'Infusoires que je détachais en le secouant dans le liquide de

chaque éprouvette. Dans l'eau de mer pure, les Paramécies étaient tuées au bout de quelques secondes; dans l'eau de mer coupée de moitié d'eau douce, elles ont vécu environ quinze minutes, quelques-unes étaient même encore vivantes après quarante minutes ; enfin dans l'eau de mer coupée de trois quarts d'eau douce, toutes les Paramécies étaient encore bien vivantes et agiles cinq jours après leur immersion dans le mélange. Une expérience de contrôle faite dans cette eau de mer au quart avec des Paramécies de culture d'eau douce a montré presque toutes les Paramécies déjà mortes au bout de huit minutes, un petit nombre vivaient encore après vingt-cinq minutes; en deux heures toutes étaient mortes. La mort rapide des Paramécies parfaitement adaptées d'une culture à 0,50 p. 100 de sel, lorsqu'elles sont transportées dans l'eau de mer pure, prouve qu'elles sont loin d'être préparées à supporter ce nouveau milieu, tandis qu'elles vivent cinq jours au moins dans un mélange à un quart d'eau de mer contenant environ 0,90 p. 100 de sel [1]. Quant aux Paramécies des cultures d'eau douce qui, dans nos mélanges d'eau de mer et d'eau douce, mouraient toutes au bout d'un temps plus ou moins court suivant la proportion d'eau de mer contenue dans le mélange, si elles se ressemblaient toutes par leur faible résistance à ces milieux, elles présentaient une différence suivant les cultures dont elles provenaient. J'ai déjà signalé précédemment une première différence relative à leur inégale force de résistance dans certains milieux salés en rapport avec leur provenance. Une autre dissemblance est celle de l'aspect de leurs cadavres dans ces milieux : les uns (et il s'agit ici de tous les individus d'une même colonie) conservent parfaitement leur forme et leur aspect normal plusieurs jours après la mort, tandis que les autres sont presque immédiatement décomposés et rendus méconnaissables par l'action du milieu. Cette différence *post mortem* ne dépend nullement de l'ancienneté relative des cultures ni des conditions biologiques auxquelles elles ont été soumises. Elle est tout aussi inexplicable que les différences que les divers individus d'une même

1. L'eau de mer employée était celle du canal de la Manche, qui contient 3,6 p. 100 de sel.

colonie présentent dans leurs caractères morphologiques et physiologiques : taille, forme, force de multiplication, etc. J'ai remarqué seulement que les Paramécies, qui, après leur mort, avaient le mieux conservé leur forme étaient celles qui avaient présenté une plus grande résistance à un même milieu salin, et comme la conservation de la forme est liée à l'intégrité de la cuticule, on peut en conclure qu'une cuticule plus ferme et plus dense, en rendant l'absorption de l'eau moins forte, est à la fois cause de cette résistance vitale plus grande et de la conservation de l'aspect normal après la mort.

Essais avec le cyanure de potassium. — Pour terminer cet exposé de l'effet des solutions salines à faibles doses, employées par action brusque et non comme milieux de culture et pour obtenir l'accoutumance, il me reste à rapporter mes observations faites avec le cyanure de potassium. En raison de la toxicité bien connue de ce sel pour les organismes vivants, il était intéressant d'examiner si les doses mortelles pour les Infusoires étaient proportionnelles à la petitesse et à la simplicité d'organisation de ces êtres, ou bien s'il ne fallait pas l'employer en quantités relativement assez fortes et hors de proportion avec leur volume pour produire des effets toxiques appréciables. L'effet délétère du cyanure de potassium sur les organismes inférieurs est témoigné par l'action répulsive énergique que de très faibles doses de ce corps exercent sur ces derniers. Dans les intéressantes expériences que **Massart** à faites sur la sensibilité des organismes inférieurs à la concentration avec un grand nombre de sels, il a constaté que le cyanure de potassium est avec l'oxalate de potassium le sel qui exerce la répulsion la plus énergique sur les Bactériacées : celles-ci étaient repoussées par le cyanure déjà à la concentration de 0,001 du poids moléculaire de ce sel, soit 0,065 p. 100 [1].

J'ai procédé dans ces expériences, comme pour les sels précédemment étudiés, en mélangeant à de petites quantités de liquide de culture une proportion variable de solution de cyanure

1. Voir, pour le dispositif de ces expériences de **Massart**, p. 525 de son Mémoire (23).

de potassium à divers degrés de concentration. Je ne rapporterai qu'un petit nombre de mes essais avec ce sel.

1° A 3 h. 50 m., je verse dans la cuvette d'un porte-objet deux grosses gouttes de liquide de culture contenant de nombreuses Paramécies, j'ajoute deux gouttes semblables d'une solution de cyanure à 0,05 p. 100. La dose de ce sel contenue dans les quatre gouttes est donc de 0,025 p. 100. Au bout de quelques instants, toutes les Paramécies présentent la rotation caractéristique des sels de potassium, c'est-à-dire se mettent à tourner horizontalement autour d'elles-mêmes et sur place; la rotation dure longtemps, une heure au moins. Chez beaucoup d'individus elle est précédée d'une natation rapide à reculons (diastrophie). Pendant qu'elles tournent, leur corps se gonfle, se remplit de vacuoles plus ou moins grosses qui font saillie à l'extérieur et le déforment. Au bout de trois heures, il y a de nombreux morts décomposés ; les survivants, très altérés, se meuvent lentement dans le liquide. Le lendemain, je m'attendais à ne plus trouver un seul individu vivant. A ma grande surprise, j'observais non seulement de nombreux vivants, mais beaucoup de ceux-ci avec un aspect parfaitement normal et se mouvant tout à fait comme les individus ordinaires; par contre, les morts de la veille étaient complètement décomposés. A dix heures du matin j'ajoutai deux autres gouttes de la même solution cyanurée, et aussitôt toutes les Paramécies entrèrent en rotation comme sous l'influence des deux premières gouttes; mais cette addition ayant augmenté la concentration du double, elles se gonflèrent et se vacuolisèrent, tout en continuant à tourner, et après moins de deux heures, toutes étaient mortes et décomposées.

2° A 3 cc. de liquide de culture, j'ajoute, à 10 h. 45, la même quantité de cyanure de potassium à 0,05 p. 100; le mélange renferme par conséquent 0,025 p. 100 de cyanure. J'en verse une partie dans un verre à expérience, une autre dans un grand verre de montre à fond plat, et le reste, quelques gouttes seulement, dans la petite cuvette d'un porte-objet dépoli. Les Paramécies, examinées immédiatement après dans les trois verres, se montrent partout gonflées comme de petites olives et tour-

nant sur elles-mêmes. A midi 30, toutes les Paramécies étaient détruites dans le verre à expérience; dans le verre de montre et la cuvette du porte-objet, non seulement elles étaient encore vivantes pour la plupart, mais elles avaient perdu leur aspect gonflé et pris une forme complètement normale; le lendemain leur état était encore le même dans les deux derniers verres.

3° L'expérience suivante montre l'influence de la forme du verre sur la vitalité des Paramécies. A 3 h. 50 du soir, je fais un mélange de 6 cc. de liquide de culture et même quantité de solution cyanurée à 0,0125 p. 100. J'en verse une partie dans un verre à expérience, où le liquide s'élève à une hauteur de 3 centimètres, une autre dans un petit cristallisoir, où il n'atteint que 2 ou 3 millimètres, et le reste, quelques gouttes, dans la petite cuvette d'un porte-objet. A 4 h. 50, les Paramécies sont fortement gonflées, imbibées, dans le fond du verre de montre où elles se sont presque toutes rassemblées, et leurs mouvements sont devenus très lents. A 5 h. 50, leur altération a fait des progrès; le plasma très vacuolisé paraît comme spongieux, les mouvements sont très engourdis, et il y a déjà quelques morts décomposés. Dans le cristallisoir, leur aspect est beaucoup meilleur, le gonflement peu prononcé, les mouvements plus vifs. Enfin sur le porte-objet, elles sont restées presque complètement normales pour l'aspect et les mouvements. Quelques Paramécies très gonflées du verre à expérience, ayant été placées à 4 h. 50, dans le liquide du porte-objet qui est conservé en chambre humide, sont redevenues entièrement normales à 6 heures; elles se montrent encore en très bon état le lendemain, ainsi que leurs compagnes de la veille. Dans le verre à expérience, la plupart sont mourantes ou mortes et décomposées; les quelques survivantes très vacuolisées, perdant leur sarcode, immobiles, malgré l'agitation des cils vibratiles. Dans le verre de montre, autant de morts que de vivants, ceux-ci bien portants et agiles.

Plusieurs autres expériences faites dans les mêmes conditions, c'est-à-dire dans lesquelles les Paramécies placées dans la solution cyanurée se sont trouvées sous une plus ou moins grande épaisseur de liquide, ont donné des résultats semblables.

L'action du toxique a été d'autant plus énergique que la hauteur du liquide était plus considérable : très actif dans le verre à expérience où les Paramécies se tenaient généralement au fond, sous une couche de liquide de quelques centimètres, il le devenait moindre lorsque cette couche n'était que de 2 ou 3 millimètres seulement, comme dans le verre de montre, et moins encore sous une très mince couche d'eau comme celle qui les recouvrait sur le porte-objet. Cette comparaison ne s'applique, bien entendu, qu'à des solutions très faibles du sel toxique, comme celles indiquées dans nos expériences, car les solutions plus concentrées les tueraient infailliblement dans toutes les conditions où ces animalcules seraient placés. Cette influence de la hauteur du liquide sur l'activité du cyanure est probablement en rapport avec l'accès plus ou moins facile de l'air sur les animaux intoxiqués. L'acide carbonique de l'air agit-il chimiquement en décomposant le cyanure et en diminuant sa toxicité dans la couche superficielle de la solution, ou bien l'oxygène agit-il physiologiquement comme contre-poison sur le protoplasma en augmentant sa résistance vitale, ou autrement, c'est ce que je ne saurais dire.

Ces expériences sur l'action du cyanure de potassium, m'ont conduit à examiner deux autres questions qui se rattachent à ce sujet : la première est de savoir au bout de combien de temps de contact avec la solution cyanurée les Paramécies, déjà plus ou moins altérées, peuvent reprendre leur état normal sous l'influence de l'eau pure; la seconde, si ces individus régénérés sont encore susceptibles de se multiplier par division.

A 11 h. 40 du matin, de nombreuses Paramécies sont placées dans la cuvette d'un porte-objet avec quelques gouttes d'une solution de cyanure de potassium à 0,05 p. 100. De quart d'heure en quart d'heure, je prélève quelques Paramécies que je place sur un autre porte-objet en ajoutant quelques gouttes d'eau pure. Après le premier quart d'heure, les Paramécies sont déjà très gonflées et vacuolisées. L'addition d'eau pure les fait revenir au bout de quelques minutes à leur état normal. Au second quart d'heure, les vésicules contractiles sont fortement dilatées et ont cessé de se contracter. L'eau pure ramène encore

tout à l'état normal; les vésicules ont repris leurs dimensions ordinaires ainsi que leurs contractions, sauf chez un petit nombre où elles restent encore très dilatées et immobiles. Chez un même individu, je compte quatre fois de suite le temps qui s'écoule entre deux contractions : ce temps est de 25 secondes; chez un autre individu de 20 secondes; ces chiffres représentent le rythme normal des contractions chez les Paramécies.

Après le troisième quart d'heure, quelques Paramécies sont mortes et diffluentes, mais la plupart, quoique plus ou moins fortement altérées sont encore vivantes et mobiles. Elles restent dans la solution cyanurée cinq heures et demie. Quelques gouttes d'eau pure ajoutées suffisent pour les rendre complètement à l'état normal.

Afin de m'assurer si ces Paramécies régénérées ont conservé l'aptitude à se reproduire par division, j'isole quatre d'entre elles sur des porte-objets, en plaçant chacune dans une goutte d'infusion de mâche renfermant de nombreuses Bactéries pour leur nourriture. Au bout de six jours, l'une avait produit 6 nouveaux individus, une autre 14, les deux autres étaient restées indivises. Les 14 rejetons de la seconde, placés dans un liquide de culture ont produit en peu de temps une nombreuse population. Ces différences de fécondité s'observent aussi chez les animalcules normaux; elles n'ont donc rien qui puisse être attribué au passage des Paramécies par la solution cyanurée et l'altération qui en a été la suite.

Il résulte de ces expériences avec le cyanure de potassium que les Paramécies sont moins sensibles qu'on ne le croirait à l'action de ce sel toxique, puisque des concentrations de 0, 02 p. 100 à 0, 05 p. 100 ne les tuent pas toujours, qu'elles reviennent assez facilement à l'état normal malgré les altérations graves causées par le sel, surtout lorsqu'on diminue la concentration par addition d'eau pure. Sous ce rapport il existe un contraste assez remarquable entre les Paramécies et d'autres espèces de Ciliés, tels que les Uronemas et Chilodons, petites espèces qui fourmillent parfois dans les cultures des Paramécies malgré les précautions prises pour obtenir et conserver celles-ci à l'état de pureté. En plaçant sur un porte-objet quelques

gouttes d'un liquide de culture contenant à la fois des Paramécies et les petits Ciliés qui viennent d'être indiqués, il suffit d'ajouter une seule goutte d'une solution de cyanure de potassium à 0, 05 p. 100 pour que ces derniers soient tous tués instantanément, tandis que les Paramécies restent intactes ou sont assez peu altérées pour revenir facilement à l'état normal sous l'influence de quelques gouttes d'eau pure ajoutées au liquide du porte-objet. Or c'est une action toute contraire qu'exercent sur les Paramécies, d'une part, les petits Ciliés, d'autre part, les autres sels alcalins de potassium, de sodium, de lithium, dont nous avons précédemment étudié l'effet sur les Paramécies. Nous avons vu par exemple que les fortes concentrations de chlorure de sodium dépassant 0, 30 p. 100 à 0, 50 p. 100 et agissant à doses massives, étaient mortelles pour les Paramécies; or ces mêmes doses sont complètement inoffensives pour les petits Chilodons, Uronemas, Euplotes et autres espèces qui se trouvent accidentellement mêlées aux cultures de Paramécies. L'action mortelle qu'exerce au contraire sur elles le cyanure de potassium fournit un moyen de former de nouvelles colonies pures avec des portions de l'ancienne culture débarrassées de ces espèces commensales par la solution cyanurée.

On sait que c'est par cette différence de sensibilité à la nature chimique du milieu que les bactériologistes expliquent l'inégalité de l'action toxique que les liquides normaux et pathologiques de l'organisme exercent sur les microbes qu'on y introduit : les uns y sont tués plus ou moins rapidement, tandis que les autres y résistent et y pullulent. Afin de mieux mettre cette différence de propriété en évidence, **Hafkine** (14) a recherché si on ne la retrouverait pas également chez des êtres inférieurs du monde extérieur, les Infusoires. Des diverses expériences qu'il a faites à cet égard je ne rapporterai que la suivante, tout à fait analogue à celle que j'ai fait connaître plus haut. Dans une même eau contenant des Chilomonas et des Paramécies il lui suffisait d'ajouter 1/300 de carbonate de potasse pour tuer tous les individus de la première espèce, tandis que ceux de la deuxième espèce ne se trouvaient affectés en rien par cette

addition. En ajoutant au contraire au même liquide 1/1200 à 1/1600 d'acide sulfurique, c'étaient toutes les Paramécies qui disparaissaient en laissant les Chilomonas parfaitement en vie. Parmi les autres conclusions intéressantes que **Hafkine** a tirées de ses expériences et appliquées aux propriétés biologiques des microbes, je ne citerai que la suivante, à savoir que des organismes déjà acclimatés à un certain degré de concentration résistent mieux à une concentration plus forte de la même substance que les individus ordinaires de la même espèce. Ainsi des Chilomonas acclimatés à une culture alcalinisée par le carbonate de potasse entrent impunément dans une solution plus concentrée du même sel, tandis que les Chilomonas de l'eau naturelle y périssent presque instantanément. **Massart** (23, 23 *a*) avait déjà fait chez divers organismes, Bactéries, Flagellés, Ciliés, des expériences du même genre qui l'ont conduit à une conclusion analogue pour la sensibilité aux solutions concentrées. Nous reviendrons plus loin sur celles concernant les Ciliés.

Les faits qui vont suivre nous donnent une autre preuve de la façon très diverse dont ces organismes sont affectés par les solutions salines.

Action du sel marin sur les Stylonychies. — Après avoir expérimenté l'action de ces solutions, et du sel marin en particulier, sur les Paramécies, je me suis demandé si l'influence de ces substances se manifestait par des phénomènes analogues sur d'autres espèces de Ciliés. Nous avons vu que chez les Paramécies elles provoquent tantôt une action physique ou osmotique, tantôt une influence chimique, et que suivant la concentration ou la nature du sel, c'est tantôt l'un, tantôt l'autre de ces deux modes d'action qui devient le facteur prédominant. D'autre part, nous savons que malgré l'analogie que toutes les espèces de Ciliés offrent dans leur organisation, elles présentent des différences considérables dans quelques-uns de leurs caractères constitutifs tels que, par exemple, l'épaisseur ou la minceur de leur enveloppe tégumentaire ou cuticule, la consistance plus ou moins molle ou dense de leur protoplasma, etc. Ces différences nous sont révélées non seulement par l'étude morphologique,

mais aussi par le mode d'action bien connu que les réactifs employés dans cette étude exercent sur les diverses espèces : c'est ainsi que l'acide acétique, l'acide osmique, etc., conservent parfaitement la forme et l'aspect de certaines espèces, tandis que d'autres sont déformées ou même détruites sous leur influence : les Paramécies appartiennent à la première catégorie ; les Oxytrichines et les *Stylonychia* en particulier font partie du second groupe. J'ai voulu examiner si cette diversité d'action se manifestait aussi sous l'influence des sels, qui ont été peu expérimentés jusqu'ici à ce point de vue.

Rossbach (28, p. 45) a fait quelques observations relatives à l'action du sel marin sur le *Stylonychia pustulata*. Il a constaté que ces animaux se maintenaient vivants au moins cinq heures dans une solution à 1/200 ; les vésicules contractiles diminuaient des 2/3 de leur diamètre, et la fréquence de leurs contractions était ralentie. Dans une solution à 1/100, leur résistance présentait de grandes variations individuelles, mais ne dépassait chez aucun vingt-quatre heures. Chez quelques Stylonychies le corps volait subitement en éclats et les granulations du contenu étaient projetées à plus de soixante fois la longueur du corps.

Mes observations personnelles ont été faites sur la grande espèce de Stylonychie, le *St. mytilus*, ainsi que sur les kystes de cette espèce.

Pour ce qui concerne d'abord la forme mobile (fig. 7), on en rassemblait un certain nombre dans un verre de montre avec une petite quantité d'eau, et l'on ajoutait une quantité égale de solution de sel à 0,50 p. 100. Au bout d'une demi-heure l'influence du sel se faisait sentir sur les Infusoires. Cette influence était fort différente des effets produits chez les Paramécies. Il n'y avait rien qui rassemblât à une plasmorrhyse par soustraction du liquide intérieur : ni formation de plis longitudinaux, ni vacuolisation du protoplasma, ni large dilatation et arrêt en diastole de la vésicule contractile. Celle-ci conservait ses dimensions normales, contrairement à l'observation, faite par **Rossbach** sur la petite espèce congénère, le *St. pustulata*, que nous rappelons plus haut.

L'action du sel consiste en une dissolution lente et graduelle

de la substance du corps sur divers points de son contour. Le plus ordinairement elle commence par le bord antérieur du péristome, qui disparaît le premier avec la rangée de membranelles qui l'entourent comme une écharpe (fig. 8)[1]. Cette partie est formée, comme on sait, par un plasma mince et transparent, peu granuleux. Elle est comme rongée lentement et irrégulièrement par le sel, et au lieu du bord lisse et convexe qui termine normalement le corps en avant, c'est une ligne rugueuse, irrégulièrement brisée, horizontale, oblique ou concave qui forme le bord antérieur du corps. Sur ce bord on aperçoit quelquefois quelques-unes des membranelles de la rangée frontale qui sont restées en place, tandis que les autres ont disparu avec la partie du péristome sur laquelle elles étaient implantées. D'autres fois, c'est toute la partie antérieure du corps qui a disparu jusqu'à une petite distance du fragment nucléaire antérieur, et l'on voit quelquefois celui-ci sortir par la plaie et s'échapper au dehors. L'attaque du sel peut avoir lieu aussi par un des bords latéraux du corps, qui est rongé sur une longueur variable et disparaît avec les cils implantés sur ce bord, ou il se forme sur ce bord une entaille circulaire profonde comme chez l'individu représenté par la figure 11. Plus rarement, c'est la partie postérieure du corps, avec les gros cils qui s'y insèrent, qui disparaît par l'action du sel, sinon au début, du moins lorsque des lésions se sont déjà produites sur d'autres points du corps. L'action corrosive du sel continue jusqu'à ce que le corps tout entier ait disparu par dissolution ou qu'il n'en reste plus qu'un lambeau informe qui se meut dans le liquide grâce aux cils qui y sont restés attachés. Il finit par se détruire lui-même, à moins qu'ils ne soit replacé dans l'eau pure, où il régénère quelquefois un animal tout entier comme nous le dirons plus loin.

Un fait intéressant de l'action du sel est qu'elle n'empêche pas les individus qui s'apprêtaient à se diviser de parcourir toutes les phases de leur division comme les individus ordinaire et dans le même temps que ceux-ci (fig. 22-24). Le rapprochement et la fusion des deux fragments nucléaires en un

1. Voir les figures 9 à 43 et leur explication pour les autres altérations qui sont décrites plus loin.

noyau unique, qui ensuite se partage en quatre fragments secondaires, l'étranglement du corps suivi de sa séparation en deux individus nouveaux, tout se fait comme chez ces derniers, mais l'action du sel s'exerçant comme chez les individus simples, ce sont deux êtres informes, privés de diverses parties de leur corps, qui naissent de la division et ne tardent pas à s'altérer de plus en plus et à se détruire complètement dans la solution saline.

Un autre fait intéressant est la facilité et la rapidité avec laquelle ces fragments incomplets redeviennent des individus parfaits lorsqu'on les replace dans de l'eau pure. Rien de plus curieux que de voir ces fragments se régénérer du jour au lendemain et se transformer en petites Stylonychies parfaitement normales, véritables miniatures de leur espèce (fig. 25-27). La régénération se fait comme d'ordinaire sous l'influence du noyau, auquel le sel n'a pas enlevé ses propriétés physiologiques, comme dans les fragments obtenus par mérotomie : ici l'instrument de la mérotomie est le sel, qui enlève à l'animal une plus ou moins grande partie de son corps. On voit même ces petits individus régénérés se diviser et s'enkyster, et donner naissance à des rejetons et des kystes minuscules qui, sauf leur petitesse, ressemblent complètement à ceux des individus normaux.

Dans ces observations j'ai encore eu l'occasion de constater la très grande inégalité de résistance que les individus d'une même espèce opposent aux causes de destruction tenant au milieu ambiant. J'ai signalé plus haut de pareilles différences chez les Paramécies vis-à-vis des solutions salines concentrées. Nos Stylonychies n'en offrent pas de moindres, et, chose curieuse, ce sont surtout les petits individus qui sont les plus résistants. Les gros sont déjà plus ou moins fortement attaqués par le sel alors que les petits sont encore bien intacts dans les solutions fortes de 0,75 p. 100 à 1 p. 100. Cependant grands et petits exemplaires finissent par s'y détruire complètement au bout d'un temps plus ou moins long. Cette destruction consiste en une dissolution progressive du protoplasma, qui disparaît complètement, tandis que les granulations élémentaires et les glo-

bules plus gros, alimentaires et autres, deviennent libres et se répandent dans le liquide ambiant. Il en est de même des fragments nucléaires, qui, au contact du sel, prennent un aspect compact, réfringent, grisâtre, et persistent longtemps dans cet état sans se dissoudre comme le plasma.

Nous sommes donc bien ici en présence d'une action chimique exercée par le sel marin, et les phénomènes osmotiques ne paraissent jouer aucun rôle ou un rôle très secondaire dans les effets produits sur les Stylonychies. Ces faits confirment donc l'interprétation que nous avons donnée plus haut de l'action des solutions salines sur les Paramécies en faisant intervenir dans cette action, outre les forces osmotiques, l'influence chimique plus ou moins prononcée que ces sels exercent sur le protoplasma. Nous avons vu que c'était principalement de cette dernière manière que les sels de potassium et de lithium agissent sur ces animaux, tandis que les sels de sodium, surtout à l'état de concentration faible, déterminent principalement chez ceux-ci des modifications d'ordre physique ou osmotique. C'est pour la même raison que les sels de potassium et de lithium, employés en solutions isotoniques avec les sels de sodium, exercent des altérations beaucoup plus énergiques que ces derniers, puisqu'à leurs effets osmotiques viennent s'ajouter ceux plus graves dus à leur action chimique. Or c'est presque exclusivement cette dernière qui entre en jeu dans le mode d'action des sels sur les Stylonychies; ces animaux sont en quelque sorte émiettés tout vivants et actifs par le sel marin, et ne sont susceptibles d'aucune accoutumance qui répare les désordres produits, comme cela a lieu chez les Paramécies, mais ils ont en revanche le pouvoir, lorsqu'ils sont mis dans les conditions convenables, de régénérer les parties qui leur ont été enlevées par le sel, pouvoir qui, ainsi que nous le verrons par la suite, n'existe pas chez les Paramécies[1].

Action des sels sur les kystes d'Infusoires. — L'action des solutions salines sur les kystes d'Infusoires a été étudiée par **Massart** (23, p. 550) sur les kystes de Colpodes et de Vorti-

1. C'est ce qui sera exposé dans la 2e partie du Mémoire.

celles. Le sel dont il s'est servi est le nitrate de potassium à divers degrés de concentration. Les résultats variaient pour chaque espèce avec la concentration et l'état d'accoutumance ou de non accoutumance des animaux à une solution antérieure plus faible. D'une manière générale, l'accoutumance était rapide pour les deux espèces, mais les Colpodes l'emportaient sous ce rapport sur les Vorticelles. Ainsi, tandis que les kystes non acclimatés des Vorticelles étaient déjà plasmolysés dans une solution à 1,2 p. 100, ceux des Colpodes ne l'étaient pas encore dans une solution à 4 p. 100. Pour les kystes des deux espèces acclimatés par un séjour de vingt-deux heures dans une solution à 1,8 p. 100, la plasmolyse ne commençait pour les Colpodes qu'à 3 p. 100, et pour les Vorticelles à 2,5 p. 100 déjà; pour les kystes acclimatés à une solution saline à 3 p. 100, elle n'avait lieu pour les Colpodes qu'à 3,5 p. 100, et pour les Vorticelles à 3 p. 100. Mêmes différences pour les concentrations dans lesquelles la plasmolyse est déjà assez marquée pour que le contenu ait entièrement perdu sa forme : elle est de 3 p. 100 pour les Vorticelles non acclimatées et de 4 p. 100 pour les acclimatées; pour les Colpodes, c'est seulement chez les kystes acclimatés et lorsque la concentration atteint 4 à 5 p. 100 que la plasmolyse devient aussi prononcée.

Tels sont les faits observés par **Massart** chez les formes enkystées des Vorticelles et des Colpodes. L'explication qu'il donne de cet accroissement de la résistance des kystes acclimatés aux concentrations salines est la même qu'il a proposée pour les formes mobiles des Infusoires, et que nous avons rapportée plus haut. La résistance plus forte est déterminée par l'état d'équilibre plus grand qui s'établit entre les forces osmotiques à l'intérieur et à l'extérieur des kystes, équilibre qui a lui-même pour cause l'augmentation de la concentration intérieure par la pénétration d'une certaine quantité de sel extérieur venant remplacer celui qui en était sorti immédiatement après l'immersion des kystes dans le milieu salin. Suivant **Massart**, la quantité du sel extérieur qui pénètre ainsi à l'intérieur du kyste peut être assez considérable, dans les fortes concentrations de 4 à 5 p. 100, pour faire perdre complètement au contenu sa forme normale,

mais il ne nous dit pas si la perte de cette forme s'accompagne d'une désorganisation du plasma, comme cela est fréquemment le cas pour les individus mobiles. Si cette désorganisation a réellement lieu, le contenu ne peut plus sortir pour reprendre sa vie libre lorsque le kyste est placé dans des conditions convenables, ainsi que cela a lieu pour les kystes normaux.

Afin de vérifier ce point resté indécis dans les expériences de **Massart**, j'ai expérimenté l'action des solutions salines sur les kystes de Stylonychies et de Colpodes. Les sels employés étaient les mêmes dont **Massart** s'est servi dans ses essais d'accoutumance, c'est-à-dire le chlorure de sodium et le nitrate de potassium. L'observation suivante prouve d'abord que des doses de sel mortelles pour les Infusoires libres sont complètement inoffensives pour les Infusoires enkystés.

Des kystes fraîchement formés de *Stylonychia mytilus* sont placés pendant vingt-quatre heures dans une solution de sel marin à 1 p. 100, solution qui, comme nous l'avons montré plus haut, est promptement mortelle pour les individus libres de cette espèce. Après ce délai, les kystes sont retirés de la solution, lavés à l'eau pure et abandonnés à l'air, où ils se dessèchent. Ils restent à l'état sec, dans un petit cristallisoir, du 19 octobre au 17 février, et à cette dernière date ils sont humectés avec de l'eau pure. Trois jours après cette humectation, je constate l'éclosion d'un premier kyste, qui donne issue à un individu bien conformé, très actif, et le même jour l'éclosion de deux autres kystes. Les éclosions se succèdent de jour en jour jusqu'au 1er mars, où les Stylonychies sont devenues si nombreuses que je cesse de les compter. On est en droit de conclure que les kystes sont éclos jusqu'au dernier et qu'aucun n'a été tué par l'eau salée à 1 p. 100 pendant un contact de vingt-quatre heures. J'ajouterai qu'en outre des Stylonychies l'eau du cristallisoir contenait de nombreux Oxytrichiens et Vorticelles, éclos comme les premiers de kystes qui se trouvaient parmi ceux des Stylonychies et qui avaient été exposés comme ces derniers à l'action prolongée du sel sans en souffrir.

Afin de me placer dans des conditions plus semblables à celles des expériences de **Massart**, les observations qui suivent ont été

exécutées sur des kystes de *Colpoda cucullus* soumis pendant une durée plus ou moins longue à l'action de fortes concentrations de sel marin et de nitrate de potassium.

Dans une première série d'essais, je laissais des kystes de *Colpoda* se former sur des porte-objets placés sous cloche afin d'obtenir une plus lente évaporation du liquide, favorable à la formation des kystes. Ceux-ci étaient ensuite exposés à une dessiccation également lente et graduelle, et lorsque je jugeai la dessiccation aussi complète qu'elle peut se faire à l'air et dans les conditions ordinaires, j'humectai les kystes avec une solution de sel marin à 2 p. 100, que je laissai se concentrer par évaporation jusqu'à précipitation de cristaux de sel qu'on apercevait mêlés aux kystes. Le sel était ensuite enlevé par des lavages à l'eau pure pour en débarrasser complètement les kystes, et ceux-ci, restés adhérents au verre, étaient laissés recouverts d'une mince couche d'eau pour déterminer leur éclosion. Celle-ci eut effectivement lieu au bout d'un temps qui ne dépassait pas celui après lequel les kystes éclosent dans les conditions naturelles, temps variable, comme on sait, suivant la température, le degré et la durée de l'état de dessiccation des kystes.

Dans d'autres essais, je plaçai dans de petits cristallisoirs des Colpodes mobiles avec une petite quantité d'eau, et j'y ajoutai quelques menus fragments de feuille et de tige d'herbe contre lesquels les Colpodes aiment à fixer leurs kystes quand l'eau en s'évaporant commence à leur manquer. Les cristallisoirs laissés à l'air étaient complètement à sec au bout de quelques jours, et ils furent laissés dans cet état pendant une semaine et plus. Tous les Colpodes s'y trouvaient à l'état de kystes. Dans un des cristallisoires je versai alors une solution de sel marin à 5 p. 100, et dans l'autre une solution de nitrate de potassium au même degré de concentration de 5 p. 100. Les deux liquides atteignaient jusqu'au bord supérieur du verre pour que les kystes qui pouvaient se trouver éventuellement fixés contre les parties supérieures de la paroi fussent tous immergés dans le milieu salin. Le contact de celui-ci avec les kystes fut prolongé pendant plus de douze heures; les verres furent alors vidés de la solution saline qu'ils contenaient et soigneusement rincés à

l'eau pure, ainsi que les fragments végétaux sur lesquels les Colpodes avaient fixé leurs kystes en grand nombre. Une petite couche d'eau pure, dans laquelle ces fragments furent replacés, était laissée au fond du verre. Quelques heures après, en faisant tomber sur un porte-objet quelques gouttes du liquide qui baignait un de ces fragments, j'y observai déjà un grand nombre de Colpodes libres de toute taille. Sur les kystes non encore éclos (fig. 49-51), je pus constater que le contenu avait un aspect parfaitement sain et normal : il avait, comme dans les kystes frais, la forme d'une boule bien arrondie, un contour lisse et net, et un aspect réfringent, finement granuleux. Dans quelques kystes le contenu remplissait entièrement la cavité de l'enveloppe, tandis que dans d'autres il en était séparé par un espace clair, ou zone périplasmique, plus ou moins large suivant le degré de condensation que le corps de l'animal avait subi dans l'intérieur de son kyste.

Or toutes ces variations d'aspect s'observent aussi chez les kystes normaux des Colpodes et ne doivent pas être attribués à l'action de la solution saline concentrée dans laquelle ils avaient été placés. Nous verrons plus tard que sous l'action de ces solutions le contenu se contracte par la soustraction d'une portion de sa partie liquide, mais reprend son volume primitif dès que celle-ci lui est rendue par l'immersion du kyste dans l'eau pure. Or c'est précisément ce qui s'était passé dans les expériences dont nous rendons compte ici. **Massart** ne paraît pas avoir tenu compte de cette zone périphérique normale qui dans beaucoup de kystes de Colpodes, de Vorticelles et d'autres Ciliés existe entre la membrane et le contenu, lorsqu'il parle de la plasmolyse déterminée par les solutions concentrées de nitrate de potassium sur le contenu des kystes. On sait que cette zone est d'autant plus prononcée que les kystes sont plus anciens, c'est-à-dire ont perdu par évaporation une plus grande quantité de leur eau interne, si bien que chez les kystes qui ont séjourné longtemps à l'air le contenu est ramassé au centre de la cavité du kyste sous forme d'une petite boule réfringente qu'un espace vide parfois fort large sépare de la membrane d'enveloppe, espace qui disparaît ou diminue du

moins beaucoup dès que le kyste est humecté d'eau pure. Or ce sont des kystes anciens qui ont servi aux recherches de **Massart**, et sur lesquels il a observé les phénomènes qu'il attribue aux effets de la concentration. Ces effets existent sans contestation, ainsi qu'on peut s'en assurer facilement en les observant sous le microscope : en humectant alternativement les kystes d'eau pure ou d'une solution concentrée de sel marin ou de nitrate de potasse, on voit, dans le premier cas, le contenu se gonfler et remplir complètement la cavité de la membrane, lorsqu'il en était primitivement séparé; il revient à sa forme première de petite boule centrale dès qu'on remplace l'eau pure par la solution saline concentrée. Ce sont là des phénomènes de plasmolyse entièrement comparables à ceux qu'on détermine dans les cellules végétales en faisant varier la concentration des substances dissoutes dans le liquide ambiant. Cette analogie avait été déjà reconnue pour diverses cellules animales; **Massart** l'a étendue aux organismes unicellulaires et aux Infusoires en particulier ainsi qu'à leurs kystes.

Si nous nous demandons maintenant pourquoi les Infusoires à l'abri de leurs kystes résistent à des doses de sels qui sont toxiques pour les mêmes espèces à l'état libre, nous pouvons attribuer d'abord cette immunité des kystes à leur membrane d'enveloppe qui est imperméable au sel tandis qu'elle se laisse facilement pénétrer par l'eau, comme le prouve l'observation que nous avons rapportée plus haut. Cette imperméabilité existe probablement pour toutes les substances dissoutes qui n'attaquent pas chimiquement la membrane du kyste. Il est facile de la démontrer par exemple pour les matières colorantes, telles que les diverses couleurs d'aniline. La membrane se colore d'une façon très intense par des solutions très diluées de ces substances, telles que le violet de gentiane, le bleu de méthylène, le vert de méthyle, etc., sans que le contenu présente lui-même aucune trace de coloration. L'enveloppe interne elle-même, mince et transparente, qui, dans beaucoup de kystes, double à l'intérieur l'enveloppe externe, opaque et épaisse, ou entoure étroitement la masse protoplasmique contenue, cette enveloppe interne reste elle-même parfaitement incolore, comme le plasma

qu'elle entoure, tant que le kyste demeure à l'état intact; elle ne manifeste sa colorabilité que lorsque, par suite de la rupture du kyste, elle se trouve directement en contact avec la matière colorante. Il en est de même du noyau et du micronucléus, qui ne sont atteints par la matière colorante qu'après leur mise en liberté par la rupture du kyste.

L'imperméabilité de l'enveloppe kystique pour les sels dissous n'est pas la seule cause qui met le corps de l'animal renfermé à l'intérieur à l'abri de l'action de ces sels. Elle a une cause adjuvante dans l'état de concentration du contenu du kyste par suite de la soustraction de l'eau intraplasmique due à la dessiccation. Cette concentration est d'autant plus prononcée que la dessiccation est plus complète par un plus long séjour des kystes à l'air. Lorsque ces kystes sont plongés dans une solution saline, la concentration intérieure fait plus ou moins équilibre à la concentration extérieure, en d'autres termes la pression osmotique est égale de part et d'autre, et il ne se produit pas de courant d'eau vers l'intérieur du kyste; or ce courant a pour double effet de réveiller les fonctions du protoplasma en hydratant celui-ci, et de provoquer la rupture du kyste et l'issue du contenu revivifié par le gonflement du protoplasma hydraté et la pression qu'il exerce contre la paroi du kyste. Il en résulte que, quoique immergé dans l'eau, celle-ci ne pénètre pas à l'intérieur du kyste et son contenu reste par conséquent à l'état sec comme il l'était auparavant à l'air libre. Lorsqu'on vient à remplacer la solution saline par de l'eau pure, il se produit immédiatement vers l'intérieur du kyste un courant de ce liquide qui, en imbibant le plasma, le fait revivre et le met dans la possibilité de reprendre sa forme libre et mobile. C'est ainsi que les choses se sont effectivement passées dans les observations que nous avons faites sur les kystes formés sur porte-objets ou dans de petits cristallisoirs et que nous avons rapportées plus haut. C'est encore ainsi que nous avons observé l'éclosion de nombreux Colpodes en faisant infuser des petits paquets de foin qui avaient été immergés préalablement dans de l'eau salée à 5 p. 100 pendant plus de trente-sept heures. Avant d'être placés dans de l'eau pure, ces paquets avaient été

débarrassés par plusieurs lavages successifs du sel qu'ils pouvaient contenir. Déjà au bout de quelques heures on pouvait observer l'éclosion d'un certain nombre de Colpodes, et les jours suivants les infusions fourmillaient de ces Infusoires et d'autres espèces encore qu'on rencontre dans les infusions ordinaires de foin [1].

Les résultats étaient les mêmes quand le foin avait été humecté par une immersion prolongée (pendant dix-huit heures) dans une solution de nitrate de potasse à 5 p. 100. Bien lavé avec de l'eau pure pour le débarrasser de tout le sel qui l'imprégnait, le foin fut mis à infuser dans de l'eau pure; or l'infusion montrait déjà le même jour des Colpodes éclos de leurs kystes, et quelques jours plus tard une population abondante de Colpodes de toute taille. Il est probable que des solutions concentrées de beaucoup d'autres sels neutres eussent donné les mêmes résultats.

En choisissant le nitrate de potasse, nous avons voulu nous placer dans les conditions mêmes des expériences de **Massart** avec ce sel, et nous pouvons compléter ses conclusions en montrant que, malgré *la plasmolyse assez marquée pour que l'Infusoire ait entièrement perdu sa forme* à l'intérieur du kyste, il avait conservé toute sa vitalité, puisque, au contact de l'eau pure, il a pu sortir du kyste et reprendre sa forme première avec ses mouvements. **Massart** dit s'être assuré directement que le nitrate avait pénétré dans le plasma par la coloration bleue que celui-ci prenait sous l'influence du réactif de Molisch. (acide sulfurique 50, diphénylamine 0,25). Nous avouons n'avoir point réussi à confirmer cette observation de **Massart** : bien que notre réactif communiquât une coloration bleue intense à la solution de nitrate de potasse employée, nous avons toujours vu le contenu des kystes rester parfaitement incolore au contact de ce réactif. Nous ne voulons d'ailleurs pas inférer de

1. Il arrivait parfois qu'après l'apparition des premiers Infusoires libres ceux-ci disparaissaient et que des éclosions nouvelles cessaient de se produire. Cela tenait à ce que le foin avait retenu une certaine quantité de sel qui en se diffusant dans le liquide de l'infusion tuait les Infusoires déjà éclos et empêchait de nouvelles éclosions. Il suffisait alors de faire subir au foin un nouveau lavage plus complet pour voir apparaître de nouveaux Colpodes, qui ne tardaient pas à se multiplier abondamment.

ce résultat négatif qu'une certaine proportion de sel n'avait pas pénétré dans le kyste, cette pénétration étant affirmée par divers auteurs pour les cellules végétales [1]. Il n'en demeure pas moins acquis par les faits que nous venons d'exposer que l'enkystement ne constitue pas seulement pour les Infusoires un moyen précieux pour se soustraire aux effets de la dessiccation de leur milieu ambiant, ce que l'on savait depuis longtemps, mais aussi pour éviter ceux de la concentration saline de ce milieu lorsqu'elle devient incompatible avec la vie des formes libres de ces mêmes espèces.

De l'influence des sels sur quelques autres espèces d'Infusoires. — En ce qui concerne ces dernières formes, on en connaît un assez grand nombre organisées pour vivre indifféremment dans l'eau douce et dans les eaux salées (eau de mer, lacs salés, marais salants). **Bütschli** (4, p. 1812), d'après des données à la vérité assez incertaines, évalue leur nombre à 25, ou environ 12 p. 100 des espèces marines connues. Je ne parlerai ici que des espèces principales que j'ai rencontrées dans mes cultures artificielles salées, où elles s'étaient introduites accidentellement. Elles sont d'ailleurs peu nombreuses, et ne sont devenues importunes, sinon nuisibles, que lorsqu'elles se sont multipliées en trop grand nombre. L'espèce principale par sa fréquence et son développement abondant dans les solutions salines les plus diverses est *l'Uronema marinum* (fig. 44).

On sait que malgré l'épithète de *marinum* qui lui a été donnée par **Dujardin** (9, p. 392), l'*Uronema* est aussi un habitant des eaux douces et même des infusions, où il apparaît souvent en grandes quantités. Malgré les soins que je prenais pour tenir mes cultures de Paramécies aussi pures que possible d'autres espèces de Ciliés, soins que j'ai indiqués plus haut, je ne parvenais pas toujours à les garantir de l'accès de certaines petites espèces parmi lesquelles l'*Uronema marinum* était la plus fréquente. Elle envahissait surtout en abondance mes cultures faites avec le sel de cuisine. La provision où je puisais les quantités de sel nécessaires à mes cultures étant renfermée dans une

1. Cf. **Pfeffer**, *Pflanzenphysiologie*, § 16. Die diosmotischen Eigenschaften der Zelle, t. I, p. 77, 1897.

boîte assez mal close à l'air, l'idée me vint que c'était ce sel qui recélait les *Uronema* à l'état de kystes. Effectivement, ayant pris la précaution de chauffer assez fortement le sel avant de l'employer pour mes cultures, afin de tuer par la chaleur tous les germes qu'il pouvait recéler, j'eus beaucoup plus rarement l'occasion de les voir apparaître dans celles-ci. Mes cultures étant faites et entretenues surtout en vue des Paramécies que j'y élevais, j'avais eu d'abord la crainte que le grand développement d'une espèce étrangère mêlée à ces dernières, ne fût une mauvaise condition pour celles-ci et n'entravât leur multiplication, mais je fus bientôt rassuré en constatant que les deux espèces pouvaient parfaitement vivre l'une à côté de l'autre et se multiplier aussi librement que si elles étaient isolées. Il suffit pour cela de leur donner autant de nourriture qu'elles peuvent en désirer. Cette nourriture est la même pour les hôtes légitimes et pour les intrus : elle consiste uniquement en Bactéries qui se développent abondamment aux dépens de la substance végétale renfermée dans le nouet dont j'ai expliqué précédemment l'usage. Si une espèce devait nuire à l'autre, ce sont les *Uronema* qui auraient à souffrir du voisinage des Paramécies, car j'ai vu, dans quelques circonstances, très rares à la vérité, celles-ci, par un brusque changement de régime, d'herbivores devenir carnivores, et dévorer leurs commensaux au point d'en être entièrement remplies. Ce spectacle était même tellement insolite qu'en apercevant ces Paramécies gorgées des petites masses arrondies, constituées par les *Uronema* avalés, je crus avoir affaire à des individus sortant de se conjuguer et renfermant les éléments bien connus résultant des transformations que le noyau et le micronucléus subissent aux époques de conjugaison de ces Infusoires. Je n'ai jamais vu, au contraire, les *Uronema* attaquer les Paramécies à l'état vivant, mais ils se nourrissent volontiers des cadavres décomposés de ces dernières, tombés au fond de l'eau des cultures devenues impropres à l'entretien de la vie des Paramécies, telles que celles renfermant certains sels dont il a été parlé plus haut. Presque tous ces sels, même à des degrés de concentration où ils sont devenus mortels pour les Paramécies, sont inoffensifs pour les *Uronema*. C'est ainsi que le sel marin

qui, à la dose massive de 0,50 pour 100, tue déjà la plupart des Paramécies dans une culture faite dans ces conditions, ne commence à devenir nuisible pour les *Uronema* qu'à la proportion de 5 à 6 pour 100, c'est-à-dire à près du double de la concentration des substances salines dans l'eau de mer. Toutefois leur vie ne se prolonge pas au delà de quelques jours dans ces fortes solutions salines, tandis que dans les solutions faibles, de 0,50 pour 100 à 0,80 p. 100, et surtout dans celles moyennement concentrées, de 1 à 2 p. 100 et même 3 p. 100, ils se multiplient en si prodigieuses quantités, lorsque la nourriture ne leur fait pas défaut, que le liquide de culture en prend un aspect trouble et laiteux. On conçoit que dans ces conditions ils puissent devenir un obstacle, par la concurrence qu'ils leur font pour la respiration et la nourriture, au développement abondant des Paramécies qui peuvent se trouver en même temps dans le liquide. Ils sont si naturellement adaptés à la vie dans les milieux salins, qu'ils résistent aussi beaucoup mieux que les Paramécies dans les solutions des sels alcalins autres que le chlorure de sodium, aux concentrations isotoniques avec celle à 0,30 p. 100 de ce dernier sel. Les sels de sodium qui sont, comme nous l'avons vu, les moins toxiques des sels alcalins pour les Paramécies, sont aussi ceux que les *Uronema* supportent le mieux, mais, tandis que les sels de potassium et de lithium sont plus ou moins promptement mortels pour les Paramécies, même en solutions faibles, celles-ci permettent une survie de plusieurs semaines et même de plusieurs mois aux *Uronema*, toujours à la condition qu'ils y trouvent une nourriture appropriée. Ainsi, les solutions moléculairement équivalentes de 0,53 pour 100 NaBr; 0,77 p. 100 NaI; 0,38 p. 100 KCl; 0,61 p. 100 KBr; 0,85 p. 100 KI; 0,22 p. 100 LiCl; 0,45 p. 100 LiBr; 0,687 p. 100 LiI, toutes isotoniques avec 0,30 p. 100 NaCl, après s'être dépeuplées au bout d'un temps variable des Paramécies qu'elles contenaient, présentent encore pour les *Uronema* des conditions d'existence qui, en général, me paraissaient aller en diminuant avec l'augmentation du poids moléculaire du sel d'une même base alcaline, et dans l'ordre de succession indiqué par la série précédente; en d'autres

termes, les conditions vitales diminuent avec le nombre des molécules salines renfermées dans la solution, c'est-à-dire dans un rapport inversement proportionnel au poids moléculaire du sel. Ce rapport inverse existant aussi, d'après **Massart**, pour l'action répulsive exercée par la solution, la sensibilité à la concentration, qui détermine les phénomènes d'attraction et de répulsion, ne servirait donc pas de moyen aux organismes, comme le suppose **Massart** « pour leur faire connaître les solutions à éviter. » Mais peut-être ne convient-il pas de généraliser une observation faite chez un organisme si naturellement adapté comme l'est l'*Uronema marinum* à la vie amphibie dans l'eau douce et l'eau salée.

Je n'ai trouvé qu'une seule substance, parmi toutes celles dont j'ai expérimenté l'action comparative sur les Paramécies et les *Uronema*, où la différence de survie, pour une même concentration, soit en faveur de la première de ces deux espèces; chose singulière, c'est la plus toxique de toutes celles avec lesquelles j'ai expérimenté : le cyanure de potassium. En ajoutant quelques gouttes d'une solution à 0,05 p. 100 de ce sel dans quelques centimètres cubes d'un liquide de culture contenant à la fois des Paramécies et des *Uronema*, ceux-ci sont instantanément tués, tandis que les Paramécies, tout en subissant les altérations provoquées par les sels de potassium, c'est-à-dire le gonflement plus ou moins considérable du corps et la dilatation avec paralysie des vésicules contractiles, restent vivantes et peuvent même revenir à l'état normal sous l'influence de l'eau pure. J'ai observé ce dernier effet chez des individus qui avaient séjourné pendant cinq heures et demie dans une solution cyanurée à 0,05 p. 100, et qui avaient présenté d'une façon plus ou moins grave les altérations dont nous avons parlé. Cette différence du mode d'action du cyanure de potassium sur les deux espèces peut tenir à une différence spécifique de leur protoplasma, comme celle qui fait supporter aux *Uronema* des concentrations de sel de cuisine et d'autres sels qui sont promptement mortelles pour les Paramécies, mais avec des sensibilités qualitativement égales, on peut attribuer aussi cette variation d'effet à une simple différence de taille : les *Uronema*, cinq

ou six fois plus petits que les Paramécies, à surface par conséquent plus grande relativement à la masse du corps, absorbant dans le même temps une dose proportionnellement plus forte du sel toxique que les Paramécies. La dose absorbée par ces dernières est assez forte pour provoquer les désordres organiques que nous avons décrits, mais insuffisante pour les tuer, au moins pour la plupart, et après cette première impression elles reviennent à l'état normal, surtout en y aidant par de l'eau pure. Nous avons déjà rapporté plus haut de ces exemples de différence de sensibilité chimique chez les Infusoires en citant les expériences de **Hafkine** (14) sur les *Chilomonas* et les Paramécies. Nous avons aussi déjà indiqué le parti que l'on pouvait en tirer pour obtenir des cultures pures en éliminant les espèces commensales par une substance toxique appropriée. Parmi les espèces de ce genre que nous avons rencontrées dans nos cultures salines quelques-unes méritent d'être mentionnées ici en raison de l'intérêt que présentent leurs conditions biologiques dans ces milieux.

Les deux espèces les plus communes, après *Uronema marinum*, que nous avons trouvées égarées dans nos cultures sont *Chilodon uncinatus* [1] et *Euplotes charon*. La première existait souvent en très grandes quantités dans des solutions de sel marin à 0,50 p. 100, que cette concentration fût obtenue en une seule fois ou par doses graduelles de 5 centigrammes de sel. En portant brusquement la concentration à 1 p. 100, j'observais généralement la mort de la plupart de ces petits Ciliés, quelques-uns cependant survivaient aux autres, mais j'ignore combien de temps cette survie s'est prolongée. Une espèce plus intéressante est *Euplotes charon*, mais je l'ai observée encore plus rarement que la précédente dans mes cultures salées.

Le double genre de vie d'*Euplotes charon* dans l'eau de mer et dans l'eau douce est si caractéristique que les auteurs lui ont assigné tour à tour pour habitat tantôt l'un tantôt l'autre de ces milieux ou les deux milieux à la fois. **O. F. Müller** en faisait une

1. Cette petite espèce, que l'on prendrait facilement pour un *Chilodon cucullus* de petite taille, se distingue de ce dernier par son extrémité antérieure recourbée en crochet et son noyau sphérique, entièrement granuleux, c'est-à-dire dépourvu de la vésicule centrale claire qu'on observe chez *Ch. cucullus*.

espèce marine, de même **Dujardin**, qui pour les individus d'eau douce crut devoir faire une espèce spéciale : *Euplotes* (*Plœsconia* Duj.) *affinis*. **Ehrenberg** reconnut l'identité des habitants d'eau de mer et d'eau douce. **Cohn** (5, p. 133) avait réussi à faire vivre ces derniers dans de l'eau de mer artificielle contenant 4 p. 100 de sel. De l'eau douce ajoutée brusquement à cette solution les fit périr par gonflement, tandis que, ajoutée goutte par goutte, celle-ci put être ramenée sans inconvénient à 1-2 p. 100. **Cohn** prétend même que les Infusoires vivaient encore lorsque la concentration était arrivée par évaporation à contenir 12 p. 100 de sel. Il y a sans doute quelque exagération dans cette dernière indication, car **Rossbach** (28 p. 45) vit la plupart des Euplotes périr déjà au bout de vingt-quatre heures dans une solution salée à 1 p. 100, ce que confirment aussi mes observations personnelles. Les quelques survivants que j'ai observés avaient résisté à cette concentration en s'enkystant, et il suffisait alors de diminuer celle-ci par addition d'un peu d'eau pure pour les faire sortir de leurs kystes et reprendre leur vie active. Lorsque la proportion de sel ne dépassait pas 0,50 p. 100, j'ai pu les conserver au contraire presque indéfiniment à l'état mobile.

En raison de la facilité avec laquelle *Euplotes charon* s'enkyste, et de l'abondance avec laquelle cette petite espèce se trouve répandue partout, je pense que c'est en effet à l'état de kystes, apportés avec les pousssières de l'air, qu'elle a pu s'introduire dans quelques-unes de mes cultures salées et s'y multiplier abondamment grâce à son endurance pour le sel. Notons enfin que *Euplotes charon* est cité par **Butschinsky** (3) parmi les espèces de Ciliés qu'il a rencontrées le plus fréquemment dans les lacs salés (*Salzsee-Limane*) des environs d'Odessa [1].

Le grand groupe des Infusoires ciliés n'est pas le seul dont quelques représentants se sont trouvés accidentellement mêlés aux Paramécies de mes cultures salées; j'y ai observé aussi

1. La salure de ces lacs variait, suivant les saisons, de 5°, 6°, 7° à 12° et 19° de l'aréomètre de Baumé, ce qui correspond de 5-6 p. 100 à 20 p. 100 de sel. Parmi les autres espèces les plus fréquemment observées, **Butschinsky** cite *Euplotes harpa*, *Uronema marinum*, *Cyclidium glaucoma*, *Oxytricha gibba*. Il n'y avait ni *Paramœcium* ni *Stylonychia*.

quelques types appartenant à d'autres divisions des Protozoaires, des Flagellés et des Amibiens. Les Flagellés étaient presque toujours des Monadiens à un seul flagellum (*Oicomonas*), ou à quatre flagellums inégaux (*Tetramitus*) [1]. Dans les anciennes cultures d'où presque toutes les formes mobiles avaient disparu, j'ai trouvé souvent, en innombrables quantités, dans le sédiment du fond, les petits kystes formés par ces Monadiens. Ce n'est d'ailleurs pas la première fois que leur présence en grand nombre est signalée par les auteurs dans les milieux artificiels salés. **Dujardin** avait même érigé en méthode l'addition de substances salines les plus diverses dans les infusions organiques préparées pour le développement des Infusoires. « Certains réactifs, dit-il, favorisent singulièrement le développement des Infusoires, et je puis citer en particulier le phosphate de soude, les phosphate, nitrate et oxalate d'ammoniaque, et le carbonate de soude; j'ai été tenté de penser que plusieurs de ces sels, en se décomposant en présence des substances organiques de l'infusion avaient fourni de l'azote aux Infusoires; ce que je puis affirmer, c'est que l'oxalate d'ammoniaque au moins avait complètement disparu. J'ai vu les Infusoires se développer dans une infusion tenant en dissolution un sel végétal de peroxyde de fer, mais non dans les infusions mêlées de sulfate de protoxyde de fer ou de sulfate de cuivre.

1. Ce *Tetramitus* (fig. 45, 46), que je ne saurais rigoureusement assimiler à aucune des rares espèces connues de ce genre, est le seul de ces Monadiens qui mérite ici une brève description. Je l'ai trouvé surtout en très grande quantité dans une culture contenant 0,38 p. 100 de chlorure de potassium dans laquelle les Paramécies n'avaient pas pu vivre plus de 24-36 heures. Le corps régulièrement ovoïde, avec sa grosse extrémité dirigée en avant, mesure $0^{mm},015$ à $0^{mm},018$. Au sommet de cette partie, dans une petite échancrure à peine perceptible, s'insèrent quatre flagellums, dont deux médians plus longs, égaux, et deux latéraux, plus courts, également égaux entre eux. A l'intérieur du corps on distingue un noyau sphérique relativement volumineux, situé au pôle antérieur, et une vésicule contractile, placée au pôle postérieur. L'intervalle qui sépare ces deux organes est occupé par un amas relativement volumineux de granulations réfringentes, bleuissant par l'iode (amidon). Je n'ai pas pu reconnaître la bouche, en forme de dépression plus ou moins grande de la surface du corps, que les auteurs ont décrite chez d'autres espèces de ce genre. J'ai fréquemment observé la multiplication, qui a lieu par division longitudinale débutant par la partie postérieure du corps (fig. 46). Les kystes, très petits ($0^{mm},009$-$0^{mm},013$), régulièrement sphériques, renferment sous la membrane d'enveloppe un noyau central entouré d'une mince couche de plasma remplie de granulations amylacées comme chez les individus libres.

Le peroxyde de manganèse, le chlorate de potasse, l'iode, ont été sans influence funeste sur le développement des Infusoires » (9, p. 172).

Malheureusement **Dujardin** ne dit pas en quelles proportions il employait les substances salines qu'il mêlait à ses infusions ; cependant, comme il indique que celles-ci s'étaient souvent réduites par évaporation à la moitié, au tiers, et quelquefois même au douzième de leur volume primitif, et que des Infusoires continuaient à s'y développer et à y vivre, il faut en conclure que ses infusions avaient quelquefois fini par acquérir un haut degré de concentration saline, ce qui n'avait pas empêché le développement des animalcules.

Deux autres petits Flagellés, l'un à un seul filament, *Menoidium incurvum*, de la famille des Astasiens, l'autre à deux filaments, *Chilomonas paramæcium*, appartenant à celle des Cryptomonadiens, tous deux très communs dans les eaux putrides, apparaissaient aussi quelquefois, mais beaucoup plus rarement que les Monadiens précédents, dans mes cultures salées [1]. Ils se comportaient à peu près semblablement au point de vue de la concentration. Immobilisés à 0,50 p. 100 de chlorure de sodium ajouté d'une seul fois, ils ne commençaient à se décomposer par gonflement qu'au bout d'un quart d'heure. Mais lorsque le sel était ajouté par doses successives de 5 centigrammes par jour, ils supportaient facilement une concentration croissante de 1 p. 100, mais au-delà, ils commençaient par s'arrêter dans leur développement pour disparaître finalement en totalité.

1. *Chilomonas paramœcium* est trop connu pour avoir besoin d'être décrit ici. *Menoidium incurvum* (fig. 47, *a*, *b*, 48), moins souvent décrit, avait d'abord été désigné par **Fresenius** (11), puis par **Klebs** (21), **Bütschli** (4), **Mez** (24) sous le nom de *Rhabdomonas incurva*. Plus tard, **Klebs** (21*a*) le plaça dans le genre *Menoidium* de Perty, où il est maintenu par **Blochmann** (1, p. 54). C'est un organisme incolore, en forme de bâtonnet cylindrique, non métabolique, mais à mouvements un peu flexueux, long de $0^{mm},030$ à $0^{mm},032$, droit ou légèrement incurvé, terminé postérieurement en pointe, tronqué à son extrémité antérieure, où s'insère un long filament simple, assez robuste, comme chez tous les Astasiens; vers le milieu du corps est placé le noyau vésiculeux, à corpuscule central. Le plasma est plus ou moins rempli de granulations de paramylum, surtout dans la partie postérieure. La multiplication a lieu par division longitudinale du corps, commençant par la partie antérieure, comme **Klebs** l'a exactement observé (21*a*, p. 360).

Les *conclusions* des faits exposés dans ce travail seront données avec la deuxième partie de notre Mémoire, qui paraîtra dans un des prochains numéros de ces *Archives*. Cette deuxième partie comprendra l'étude des conditions physiologiques de l'accoutumance des Infusoires dans les solutions salées, des phénomènes intimes de cette accoutumance et des causes qui, selon les cas, l'empêchent d'avoir lieu. Une partie générale sera consacrée à la comparaison de l'influence des sels envisagés comme agents modificateurs des phénomènes cellulaires chez les organismes unicellulaires et multicellulaires.

Bibliographie.

1. Blochmann, F. — Die mikroskopische Thierwelt des Süsswassers. Abth. I. Protozoa, 1895.
2. Brandt, K. — Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. *Verhandl. der Deutsch. zool. Ges. auf der 7. Jahresversammlung zu Kiel*, 1897.
3. Butschinsky. — Die Protozoen-Fauna der Salzsee-Limane bei Odessa. *Zool. Anz.*, 14 juin 1897.
4. Bütschli, O. — Dr. H. G. Bronn's Klassen u. Ordnungen des Thier-Reichs, I, Bd. II u. III Abth. Protozoa, 1888-1889.
5. Cohn, F. — Entwicklungsgeschichte der mikroskopischen Algen u. Pilze. *Nova Acta. Ac. Caes. L. Carol*, 1854.
6. Davenport, C. B. — Experimental Morphology. Part. I, 1897.
7. Davenport, C. B. and Neal, H. V. — On the acclimatization of Organisms to Poisonous Chemical Substances. *Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen*. II. Bd., 1896.
8. Demoor, J. — Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. *Arch. de Biol.*, t. XIII, 1894.
9. Dujardin, F. — Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires, 1841.
10. Engelmann, T. W. — Zur Naturgeschichte der Infusionsthiere; die Infusorien-Fauna des Salzsees bei Eisleben, p. 387. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. VI, 1862.
   a. — Physiologie der Protoplasma-u. Flimmerbewegung in Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. I, 1879.
   b. — Ueber Licht und Farbenperception niederster Organismen. *Pflüger's Archiv*, Bd. XXIX, 1882, p. 387.
   c. — Zur Biologie der Schizomyceten. *Pflüger's Archiv*, Bd. XXVI.
   d. — *Bacterium photometricum.* Ein Beitrag zur vergl. Physiologie des Licht- und Farbsinnes. *Pflüger's Archiv*, Bd. XXX.
11. Fresenius, G. — Beiträge zur Kenntniss mikroskopischer Organismen. *Abhandl. der Senkenb. Gesellsch.*, Bd. II, 1858.
12. Fabre-Domergue, P. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. *Ann. des Sciences natur.*, 7e série, t. V, 1888.
13. Gruber, A. — Biologische Studien an Protozoen. *Biol. Centralblatt*, Bd. IX, 1889.
14. Hafkine, W. M. — Recherches sur l'adaptation au milieu chez les Infusoires et les Bactéries. Contribution à l'étude de l'immunité. *Ann. de l'Institut Pasteur*, t. IV, 1890.

15. Hamburger, H. J. — Ueber den Einfluss chemischer Verbindungen auf Blutkörperchen im Zusammenhang mit ihren Molekular-Gewichten. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Physiol. Abth.*, 1886.
a. — Ueber die durch Salz-und Rohrzucker-Lösungen bewirkten Veränderungen der Blutkörperchen. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Physiol. Abth.*, 1887.
16. Herbst, Curt. — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LV, 1892.
a. — Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. *Mitth. aus d. zool. Station zu Neapel*, Bd. XI, 1893.
17. Hertwig, O. — Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. — I. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer oder stärkerer Kochsalzlösungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLIV, 1895.
a. — Experimentelle Erzeugung thierischer Missbildungen. Festschrift zum 70. Geburtstage von K. Gegenbaur, II, 1896.
18. Hirschmann, E. — Ueber die Reizung motorischer Nerven durch Lösungen von Neutralsalzen. *Pflüger's Arch.*, Bd. XLIX, 1891.
19. Jennings, H. — Studies on reactions to stimuli in unicellular Organisms. 1. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli on the Ciliate Infusoria. *Journal Physiol. Cambridge*, vol. XXI, 1897.
20. Jensen, P. — Ueber den Geotropismus niederer Organismen. *Pflüger's Arch.*, Bd. LIII, 1892.
21. Klebs, G. — Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. *Unters. aus dem botanischen Institut zu Tübingen*, Bd. I, 1883.
a. — Flagellatenstudien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LV, 1892.
22. Ludloff. — Untersuchungen über den Geotropismus. *Pflüger's Arch.*, Bd. LIX, 1895.
23. Massart, J. — Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. *Archives de biologie*, t. IX, 1889.
a. — Sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires. *Bull. Acad. roy. Belgique*, 3e série, t. XXII, 1891.
b. — Sur l'irritabilité des Noctiluques. *Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1893.
24. Mez, C. — Mikroskopische Wasseranalyse. Anleitung zur Untersuchung des Wassers, 1898.
25. Perty, M. — Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, 1851.
26. Pfeffer, W. — Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. *Untersuch. a. d. bot. Institut zu Tübingen*, Bd. I, 1884.
a. — Ueber chemotaktische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. *Untersuch. a. d. bot. Institut zu Tübingen*, Bd. II, 1888.
b. — Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897.
27. Przesmycki, A. — Ueber die intra-vitale Färbung des Kerns und des Protoplasmas. *Biol. Centralbl.*, Bd. XVII, 1897.
28. Rossbach, J. — Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. *Arb. a. d. zool.-zoot. Institut in Würzburg*, Bd. I, 1872.
29. Schewiakoff, W. — Ueber die Natur der sog. Exkretkörner der Infusorien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LVII, 1893.
30. Schmankéwitsch, W. — Ueber das Verhältniss der *Artemia salina* Milne-Edw. zur *Artemia Müllhausenii* Milne-Edw., und dem Genus *Branchipus* Schaeff. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV (Supplementband), 1875.
31. Schürmeyer. — Ueber den Einfluss äusserer Argentien auf einzellige Wesen. *Jen. Zeitschr.*, Bd. XXIV, 1890.
32. Schwarz, F. — Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungserscheinungen von *Chlamydomonas* und *Euglena*. *Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. II, 1884.
33. Verworn, M. — Psycho-physiol. Protistenstudien. Iena, 1889.

a. — Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergl.-physiol. Untersuchung der Contractionserscheinungen, 1892.

b. — Allgemeine Physiologie, 1895; 2e édit. 1897.

34. Vries, H. de. — Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XIV, 1884.

35. Yasuda, Atsushi. — On the accomodation of some Infusoria to the solutions of certain substances in various concentrations (Preliminary notice). *Annot. Zool. Japon.*, vol. I, 1897.

36. Zacharias, O. — Zur Kenntniss der Fauna des Süss-und Salzigen Sees bei Halle. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLII, 1888.

Explictaion de la planche XXII.

Dans toutes les figures, les lettres suivantes signifient : *m*, micronucléus; *n*, noyau (macronucléus); *vc.* vésicule contractile.

Fig. 1. — Groupe de Paramécies (*Paramæcium aurelia*) d'une culture d'eau pure, montrant, chez la plupart, les vésicules contractiles, *vc*, à leur maximum de dilatation ou diastole, avec les canaux radiaires pleins de liquide, au moment précis où va commencer leur contraction systolique. Gross. 100.

Fig. 2. — Groupe de Paramécies d'une culture récente d'eau salée à 0, 30 p. 100. Il n'y a aucune plasmorrhyse, mais le plasma est encore rempli de petites vacuoles aqueuses, et les vésicules contractiles, *vc*, se dilatent fort peu pendant la diastole; leurs contractions sont aussi beaucoup plus rares que chez les individus normaux; ces derniers caractères des vésicules contractiles restent constants après l'accoutumance complète dans le milieu salé, mais les vacuoles plasmiques disparaissent presque complètement.

Fig. 3. — Paramécies à la dernière période de l'action d'une solution saline à 0,50 p. 100. Dans le groupe A, le corps est fortement gonflé par imbibition aqueuse, le plasma rempli de vacuoles aqueuses, et les deux vésicules contractiles considérablement dilatées par le même liquide aqueux; chez l'une d'elles, deux gros globules de plasma hyalin s'échappent par une déchirure de la cuticule. Dans le groupe B, mêmes altérations; en plus, chez l'une, les deux vésicules, *vc*, *vc*, très dilatées, sont arrivées au contact; chez l'autre, elles se sont fusionnées en une seule grosse vacuole unique. Chez C, la cuticule crevée dans une large étendue laisse échapper le plasma, ce qui a rendu le noyau *n*, plus visible. Enfin, chez D, il ne reste de l'animalcule qu'un amas granuleux au milieu duquel on aperçoit le noyau *n*, qui finira lui-même par se dissoudre dans le sel.

Fig. 4. — Paramécies acclimatées depuis un mois dans une solution de chlorure de strontium à 0,81 p. 100. Le plasma renferme de nombreux cristalloïdes ou corpuscules d'excrétion, solubles dans l'acide acétique

(phosphate de chaux?); fig. 4 *a*, quelques-uns des cristalloïdes plus grossis.

Fig. 5 et 6. — Ces deux groupes de figures représentent des Paramécies tuées par un séjour de 3 heures dans une solution de sel marin à 0,50 p. 100, mais dont l'origine est différente : celles de la fig. 5 proviennent d'une vieille culture de six ans en eau pure; celles de la fig. 6 ont été recueillies récemment dans de l'eau de mare. Ces dernières ont bien mieux conservé leur forme, le plasma est clair et homogène, les vésicules contractiles peu dilatées; chez les premières, la forme spécifique n'est plus reconnaissable; le plasma est foncé et granuleux, les vésicules contractiles plus dilatées; elles ont résisté aussi moins longtemps à l'action du sel que les individus pris en liberté; toutes ces différences indiquent une plus faible vitalité chez les Paramécies élevées en captivité que chez les individus libres.

Fig. 7. — *Stylonychia mytilus* à l'état normal. Entre autres caractères spécifiques bien connus, on voit : en *n*, les deux portions du noyau; en *m*, *m*, les micronucléus, ici au nombre de quatre; *vc*, vésicule contractile. Gross. 100.

Fig. 8 à 43. — Toutes ces figures se rapportent à l'action du sel marin sur *Stylonychia mytilus*. — Fig. 8 à 10, individu placé dans un mélange à parties égales d'eau pure et d'eau salée à 0, 50 p. 100. Au bout d'une heure, toute la partie antérieure du péristome avait disparu, dissoute par le sel, l'animal restant toujours très vivant et actif. — Fig. 11, autre individu attaqué en avant et sur le côté. — Fig. 12-16, autre, successivement réduit par le sel à un lambeau irrégulier de plasma contenant une des deux portions du noyau. — Fig. 17-18, ce qui reste de deux autres individus dont presque tout le corps a été détruit par le sel; ils se meuvent encore activement grâce aux cils vibratiles qu'ils portent sur une partie de leur bord. — Fig. 19-20, individu rongé antérieurement, puis sur le côté; on voit, fig. 20, un des deux fragments nucléaires, *n*, avec le micronucléus qui l'accompagne, *m*, en train de s'échapper par la plaie de la partie antérieure. — Fig. 21, individu qui, tout en subissant l'action du sel, se divise en deux nouveaux individus, fig. 23,24; ceux-ci, placés dans l'eau pure, se sont régénérés en quelques heures en petites Stylonychies bien complètes, fig. 25-27. — Fig. 28-34, fragment très mutilé qui s'est divisé dans la solution salée, et dont l'une des deux moitiés, fig. 34, s'y est même enkystée. — Fig. 35-40, fragments de plusieurs Stylonychies placées dans le sel et dont tout le reste a été détruit; la plupart sont sans noyau; un seul, fig. 37, possède encore les deux portions nucléaires de l'individu primitif; placé dans l'eau, ce dernier s'y est enkysté, fig. 40. — Fig. 41, autre, rongé sur le bord gauche, en voie de division dans le sel. — Fig. 42, individu parfaitement régénéré et achevant de se diviser dans l'eau pure où il avait été placé après avoir été fortement mutilé par le sel; l'un des deux nouveaux individus s'est même enkysté après sa mise en liberté; le kyste, fig. 43, montre très nettement les deux portions du noyau et quatre micronucléus.

Fig. 44. — *Uronema marinum*, individus de différentes tailles, des cultures d'eau pure et des cultures salines les plus diverses. Gross. 460.

Fig. 45. — *Tetramitus* sp. d'une culture avec chlorure de potassium à 0,38 p. 100; *a*, amas des granules amylacés. Gross. 560.

Fig. 46. — *Tetramitus* en voie de division longitudinale. Gross. 560.

Fig. 47. *a* et *b*. — *Menoidium incurvum* des cultures d'eau pure et d'eau salée. Gross. 760.

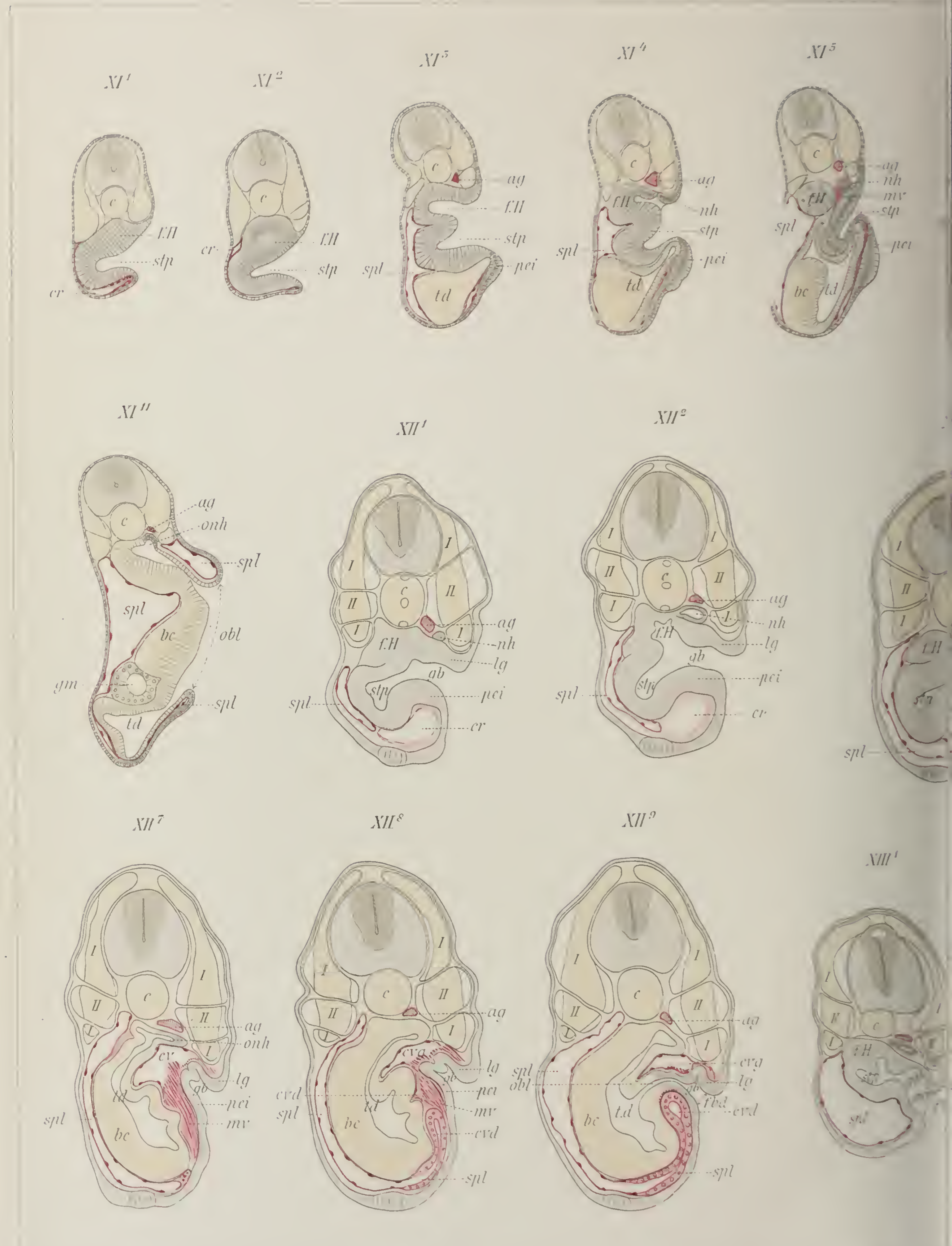
Fig. 48. — Individu de l'espèce précédente en voie de division longitudinale. Même gross.

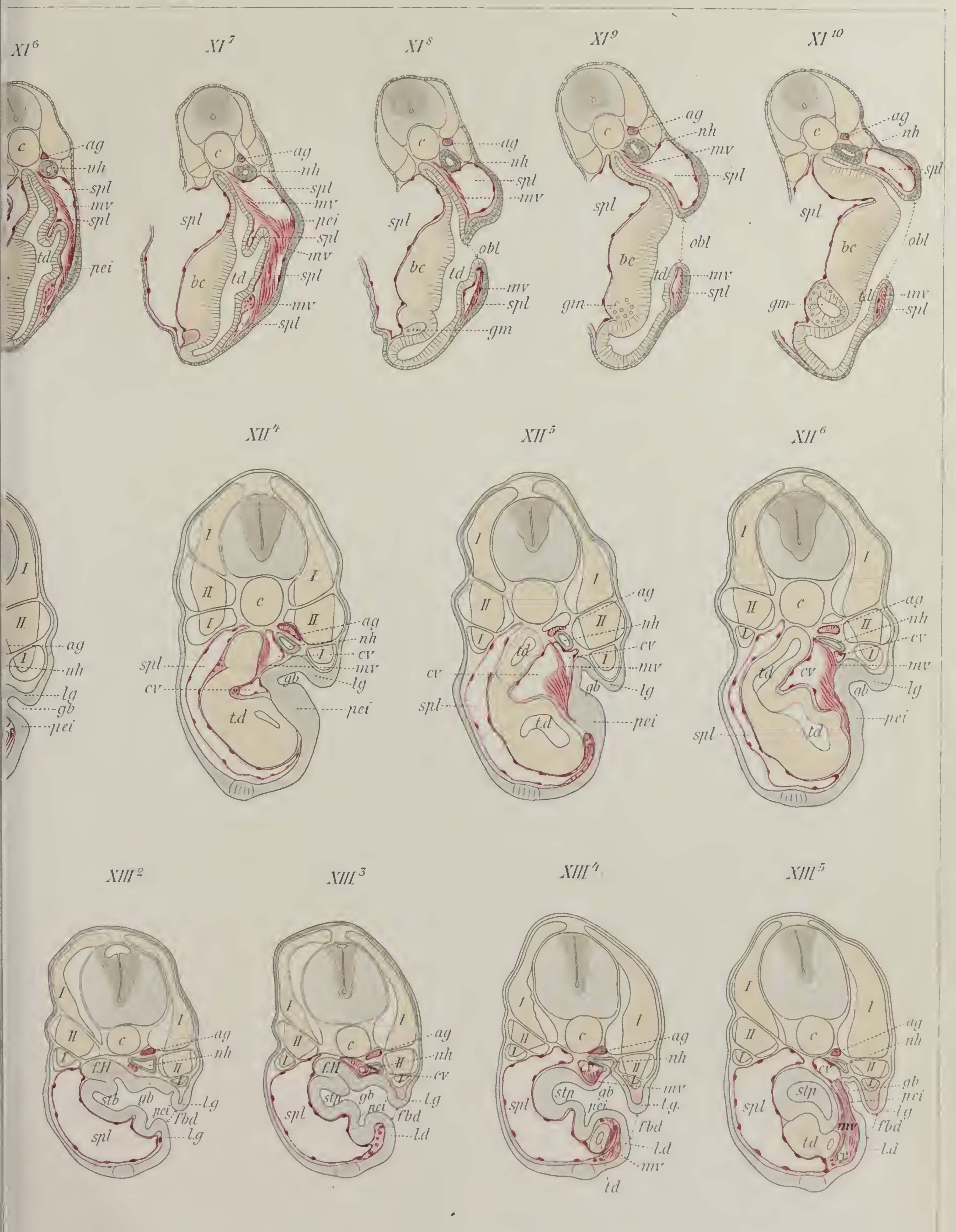
Fig. 49 à 51. — Kystes de *Colpoda cucullus*, traités par une solution de nitrate de potassium pendant douze heures, puis placés dans l'eau pure. Tous les kystes sont éclos; leur contenu n'a nullement souffert de l'action du sel, comme on peut le constater en le faisant sortir par compression : dans la fig. 49, *a* représente l'épaisse membrane externe, opaque et rugueuse du kyste, *b*, sa membrane hyaline interne, *c*, le contenu plasmique échappé des deux enveloppes précédentes, avec son aspect clair et finement granuleux; dans la fig. 50, le contenu est sorti également, mais encore enveloppé de la membrane interne, *b*; la fig. 50 représente un kyste intact, un peu aplati par compression pour en augmenter la transparence, ce qui permet de distinguer en *e* la membrane externe, en *i*, la membrane interne entourant le plasma *p*, qui offre lui-même à son centre le noyau *n* et le micronucléus *m*.

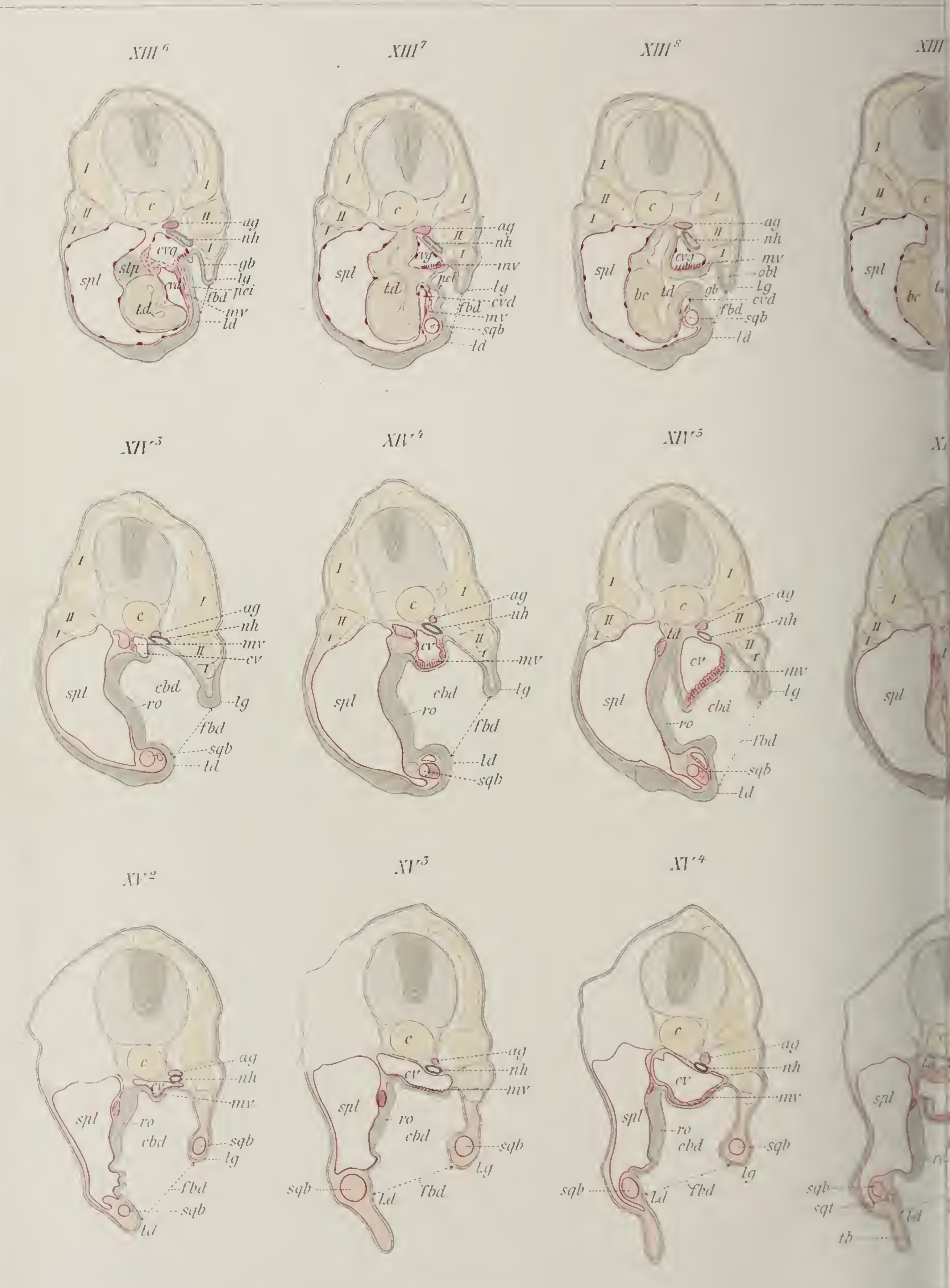
Le gérant : **P. Bouchez.**

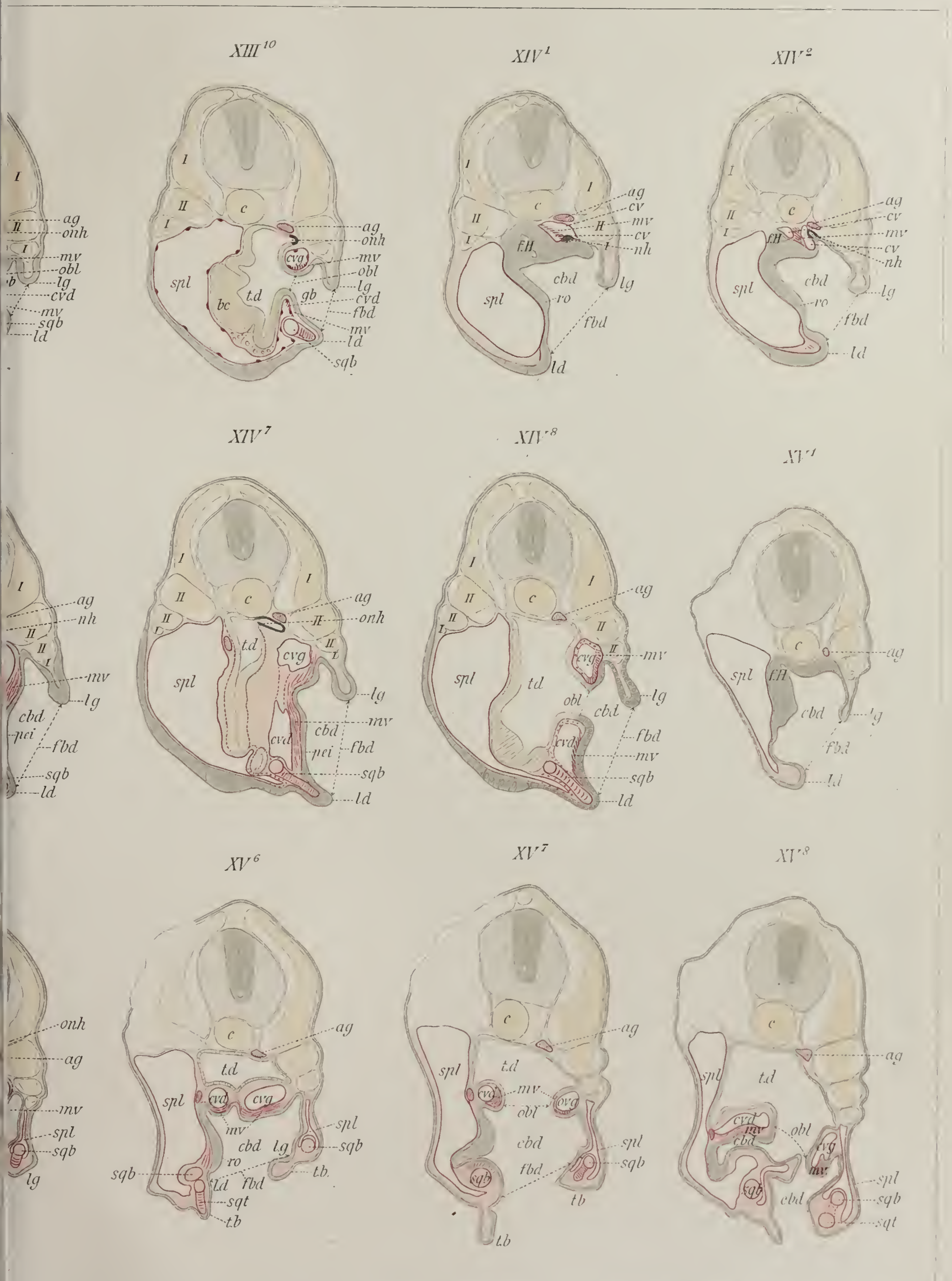
TABLE DES AUTEURS

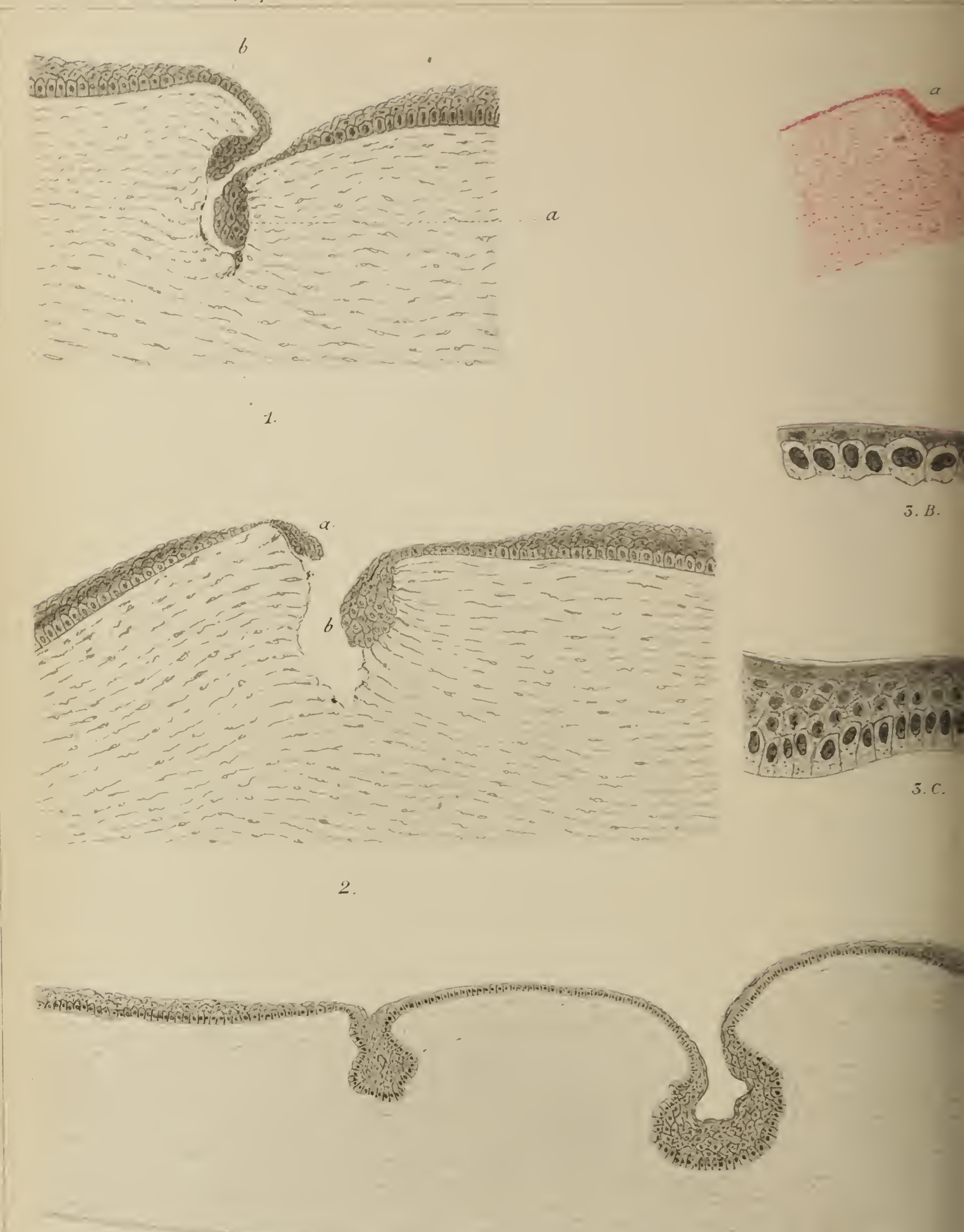
Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.


XI¹
XI²
XI³
XI⁴
XI⁵
c
f.H
stp
cr
ag
nh
mv
pei
spl
td
bc
XI¹¹
onh
obl
gm
XII¹
XII²
I
II
lg
gb
XII⁷
XII⁸
XII⁹
XIII¹
cv
cvg
cvd
fbd

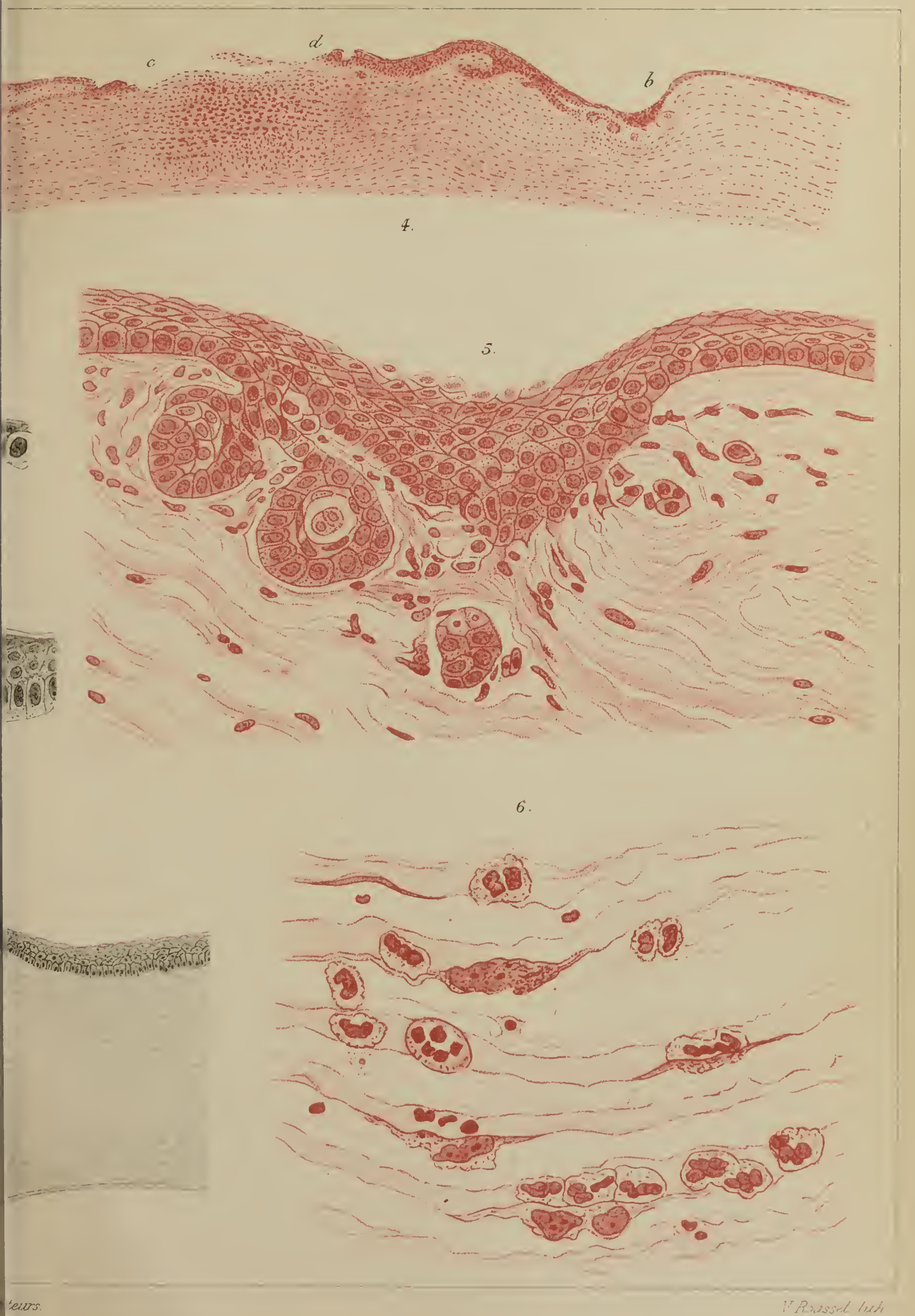

XI 6
XI 7
XI 8
XI 9
XI 10
XII 4
XII 5
XII 6
XIII 2
XIII 3
XIII 4
XIII 5
ag
nh
spl
mv
pei
td
bc
c
obl
gm
cv
lg
gb
I
II
f.H
stb
fbd
l.d


XIII 6
XIII 7
XIII 8
XIV 3
XIV 4
XIV 5
XV 2
XV 3
XV 4
ag
nh
mv
cvg
cvd
gb
lg
pei
fbd
ld
spl
td
sqb
bc
obl
c
cv
cbd
ro
sqt
th


XIII 10
XIV 1
XIV 2
XIV 7
XIV 8
XV 1
XV 6
XV 7
XV 8
spl
t.d
cbd
fbd
ld
lg
sqb
ag
onh
mv
obl
cvd
cvg
cv
nh
ro
pei
bc
gb
spl
sqt
t.b



A Karmanski, del.



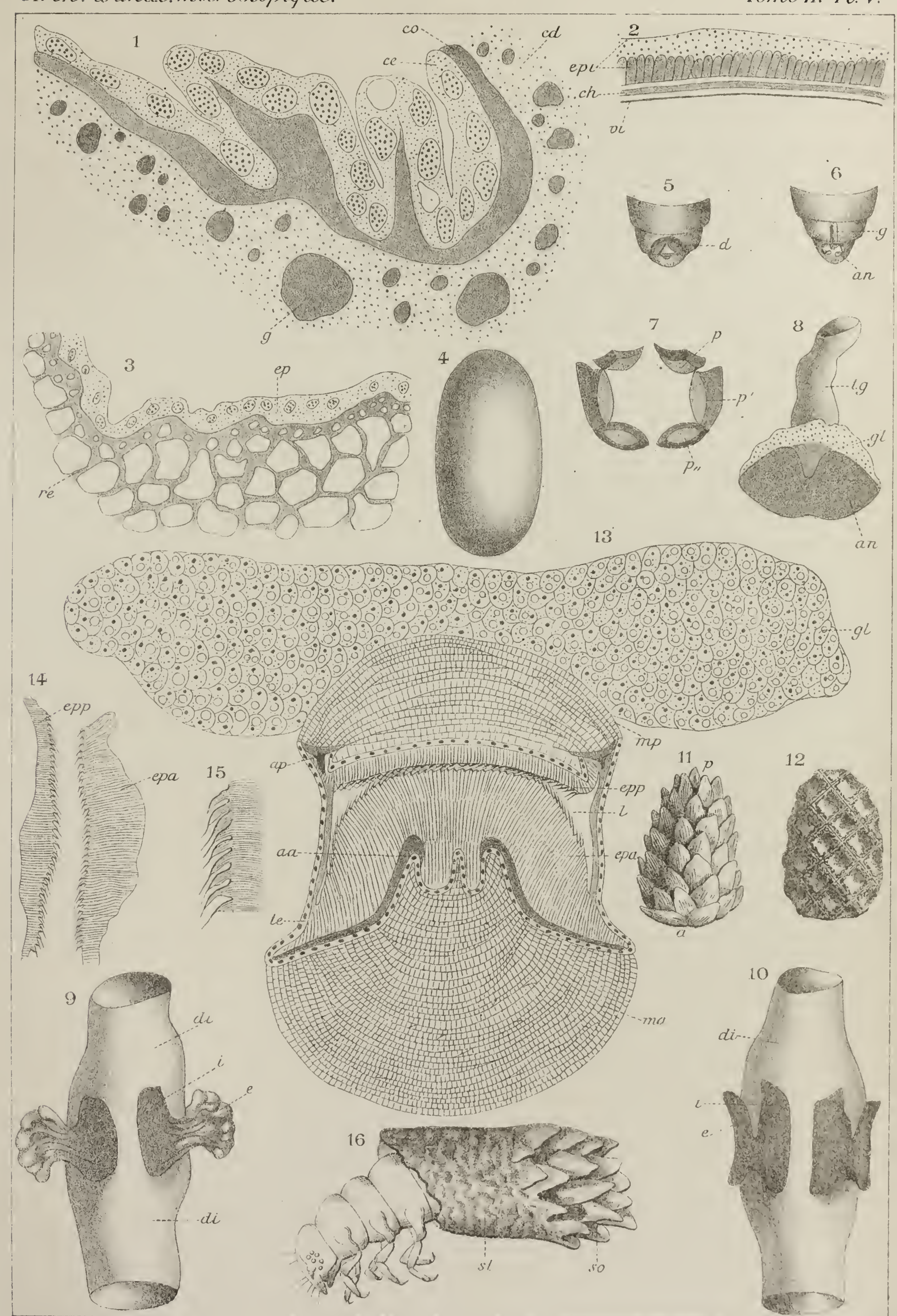
teurs.

V. Roussel lith

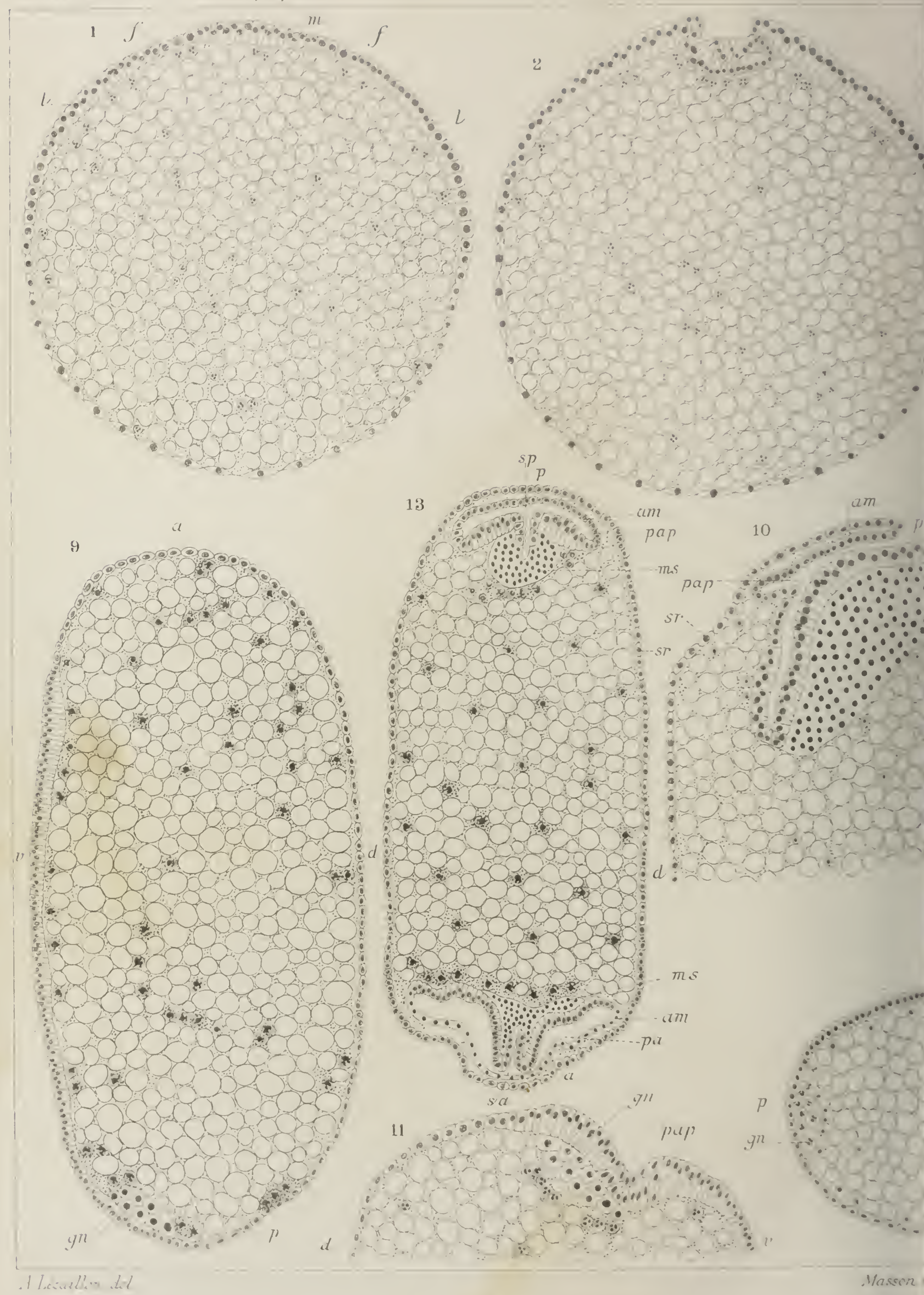
Juin 1898.



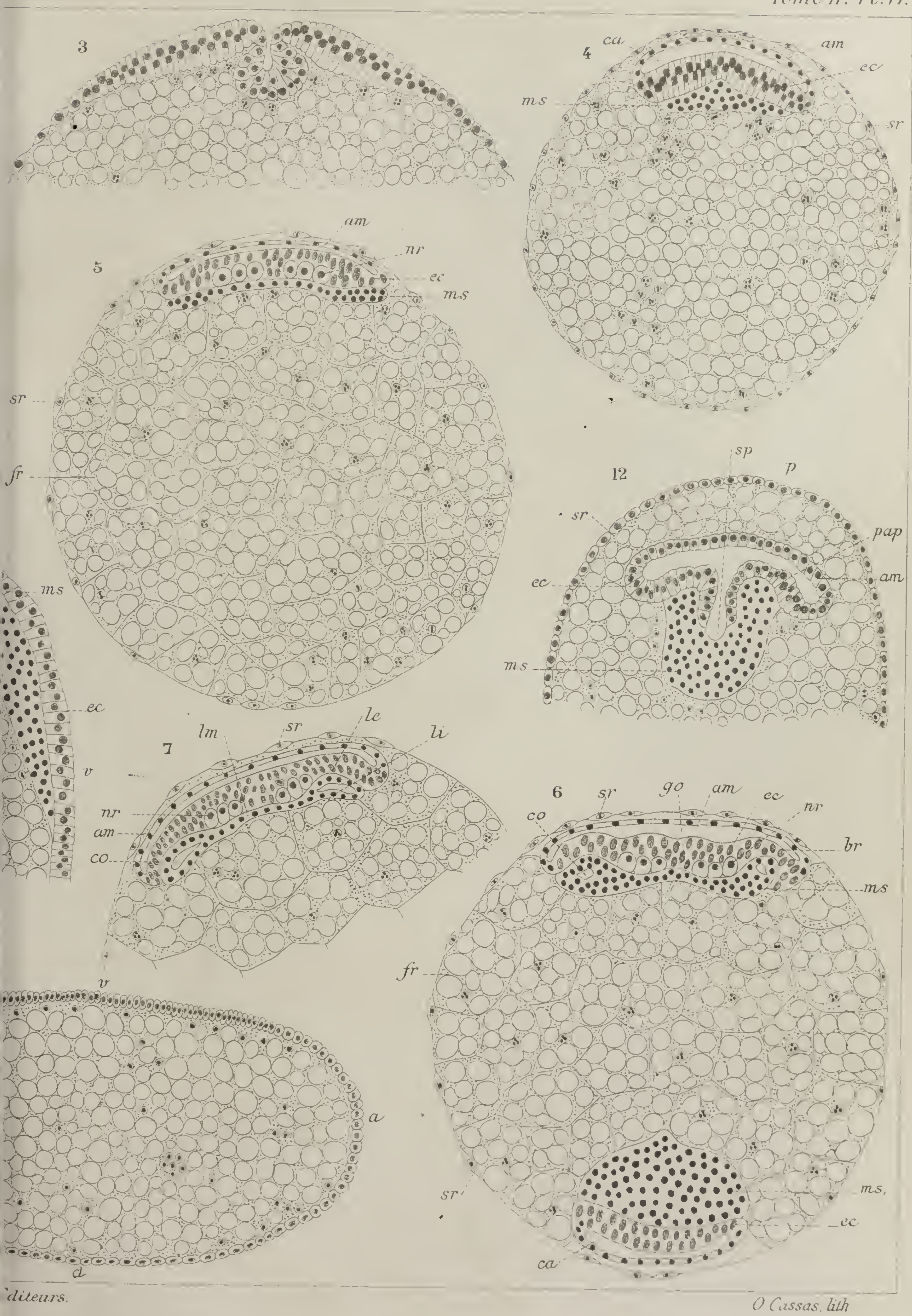
A Karmanski, del. Masson et Cie, éditeurs V. Roussel, lith.
Juin 1898.



A. Lécaillon. del   Masson et Cie, Editeurs   O. Cassas. lith



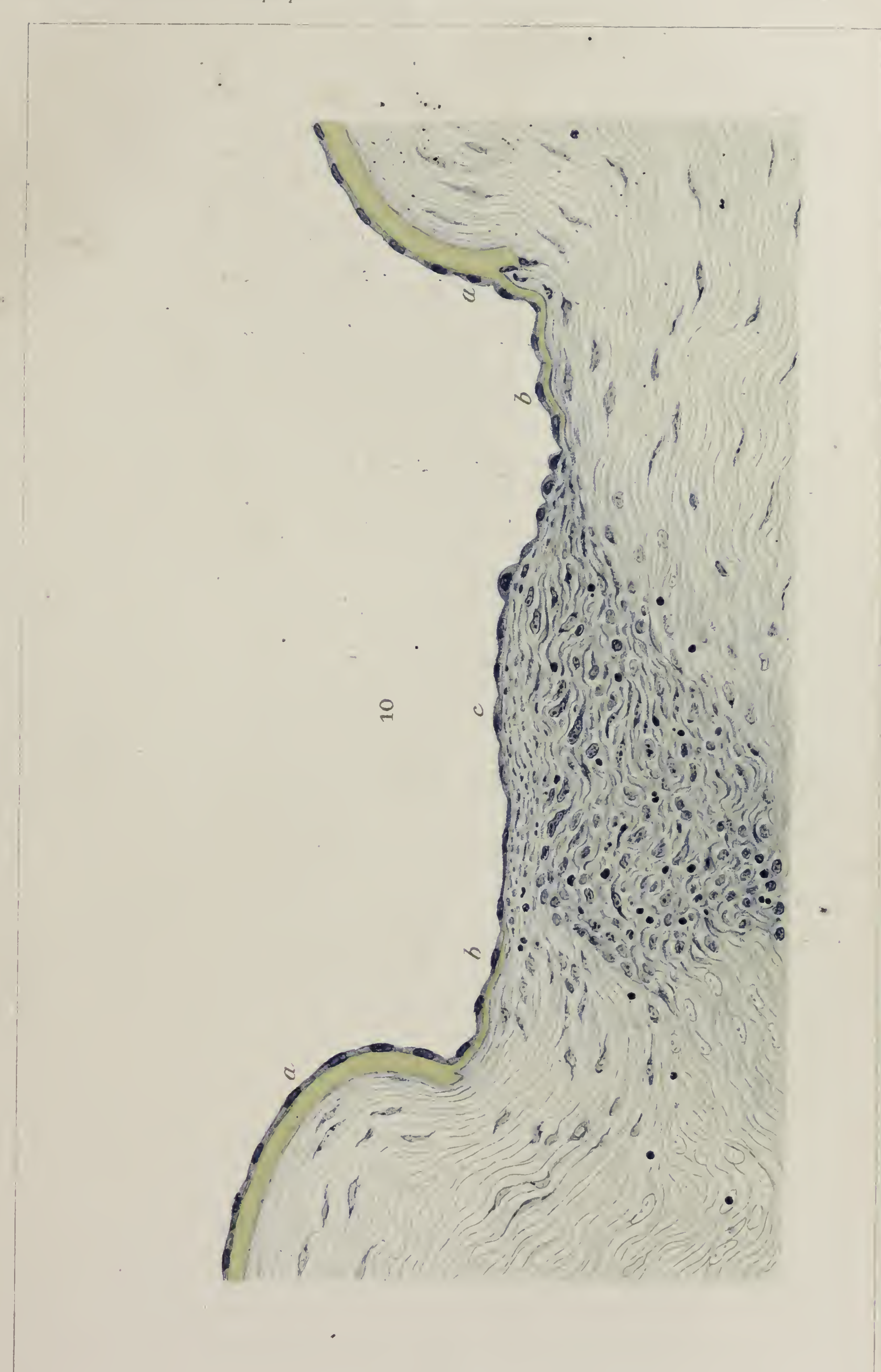
A. Lécaillon del.
Masson



[É]diteurs.

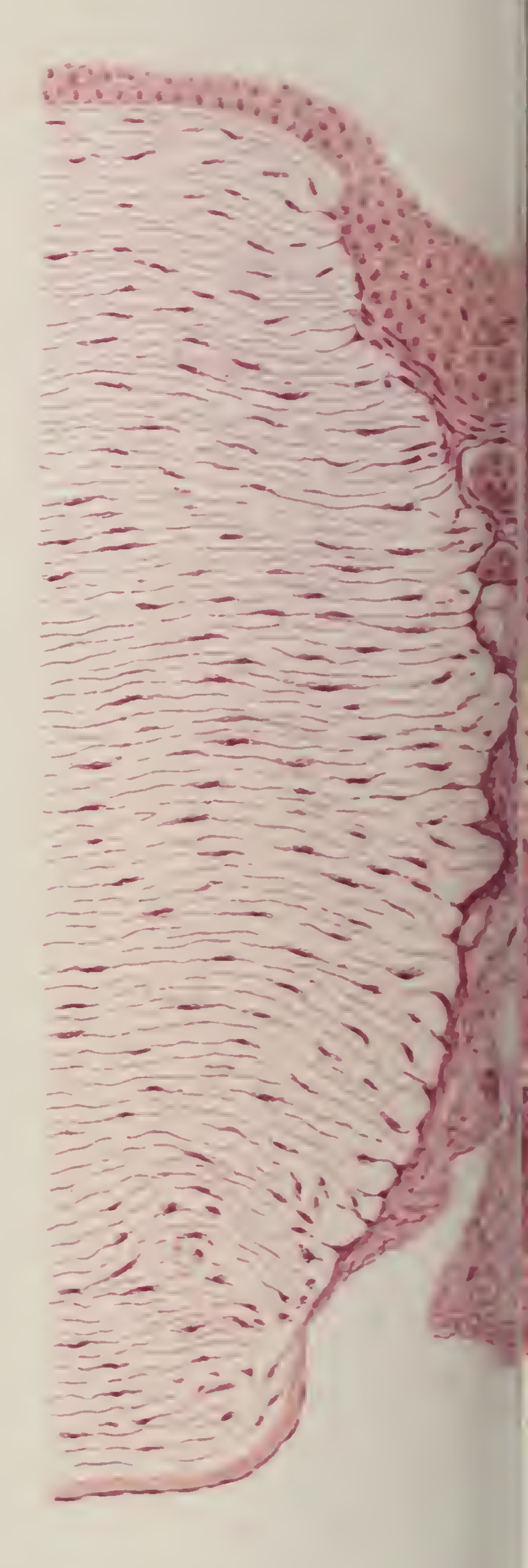
O Cassas. lith

Paris.



Karmanski lith. Masson & Cie Editeurs Imp. Lemercier, Paris
Août 1895.

12



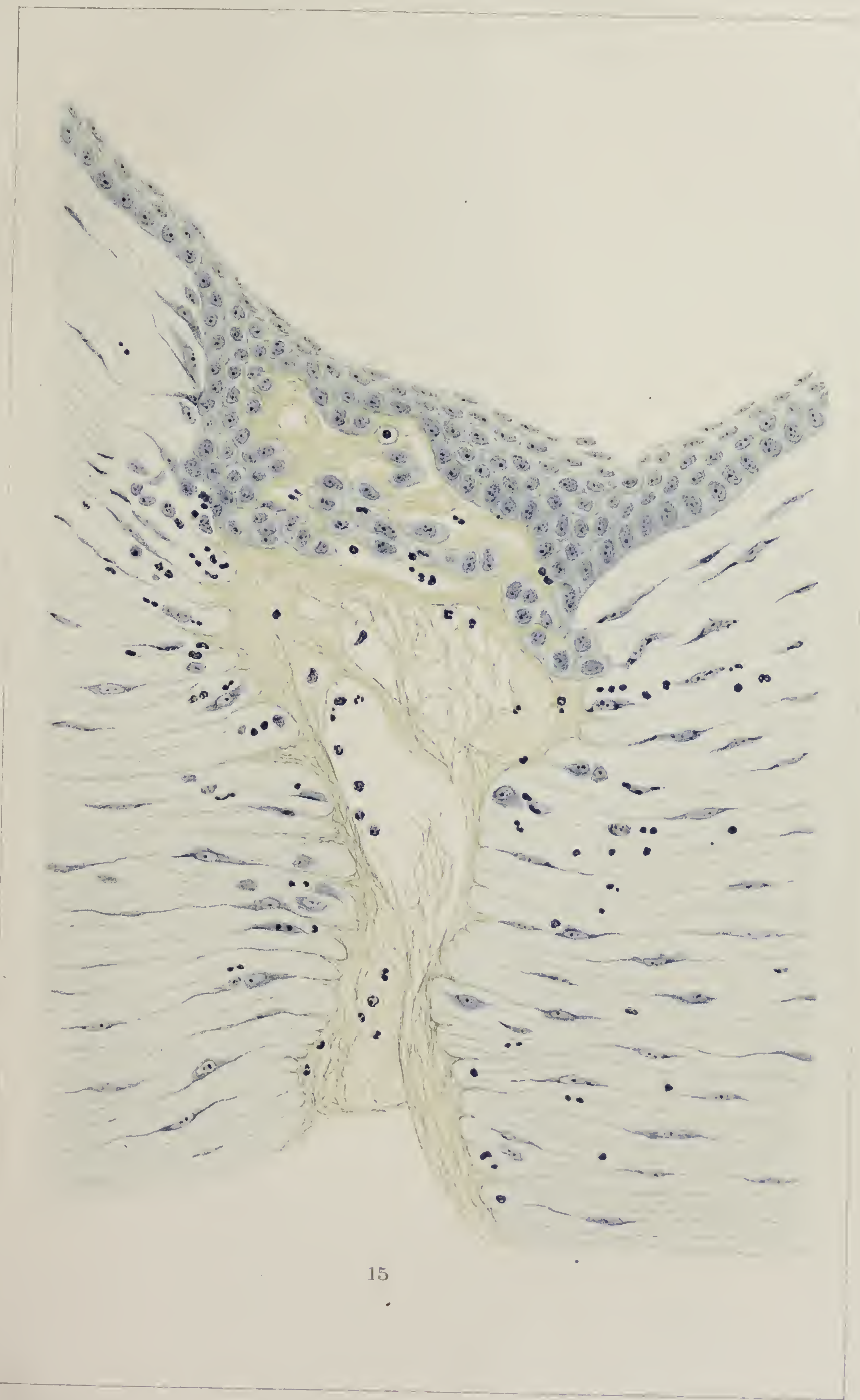
13



teurs.

Imp. Lemercier, Paris

Août 1898.



15

Karmanski lith. Masson & Cie Editeurs Imp. Lemercier, Paris.

1 cerv ec sr mu m g sn da m' ap ap pro dp m,, my

2 gn cb tr my m ap ap sn tr gn tm tr tm

5 sr sto am ec nr ms

m

9 sto am ep sr ge ec ms

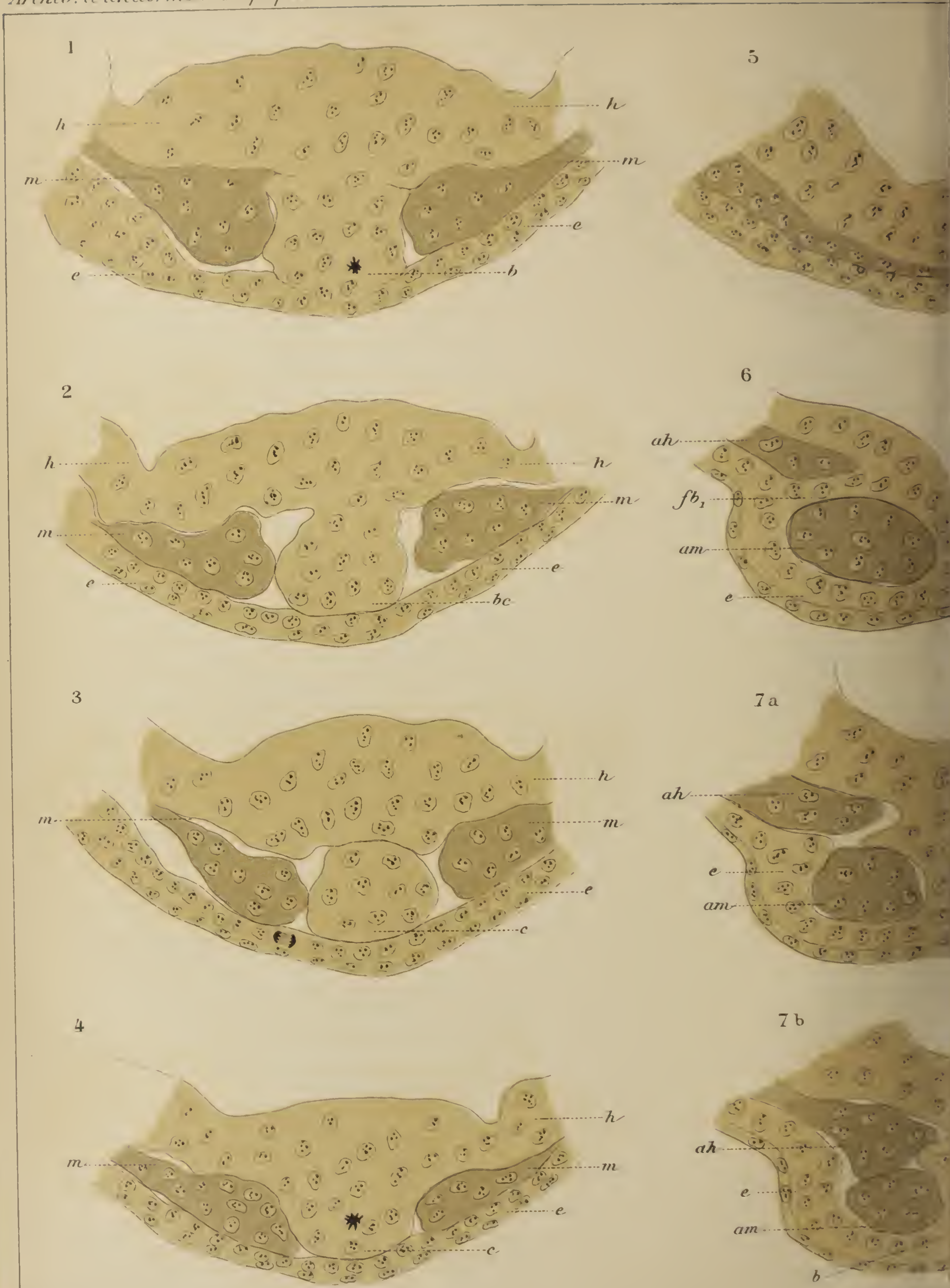
10 pro ms ec nr

A. Lecaillon del.

Masson

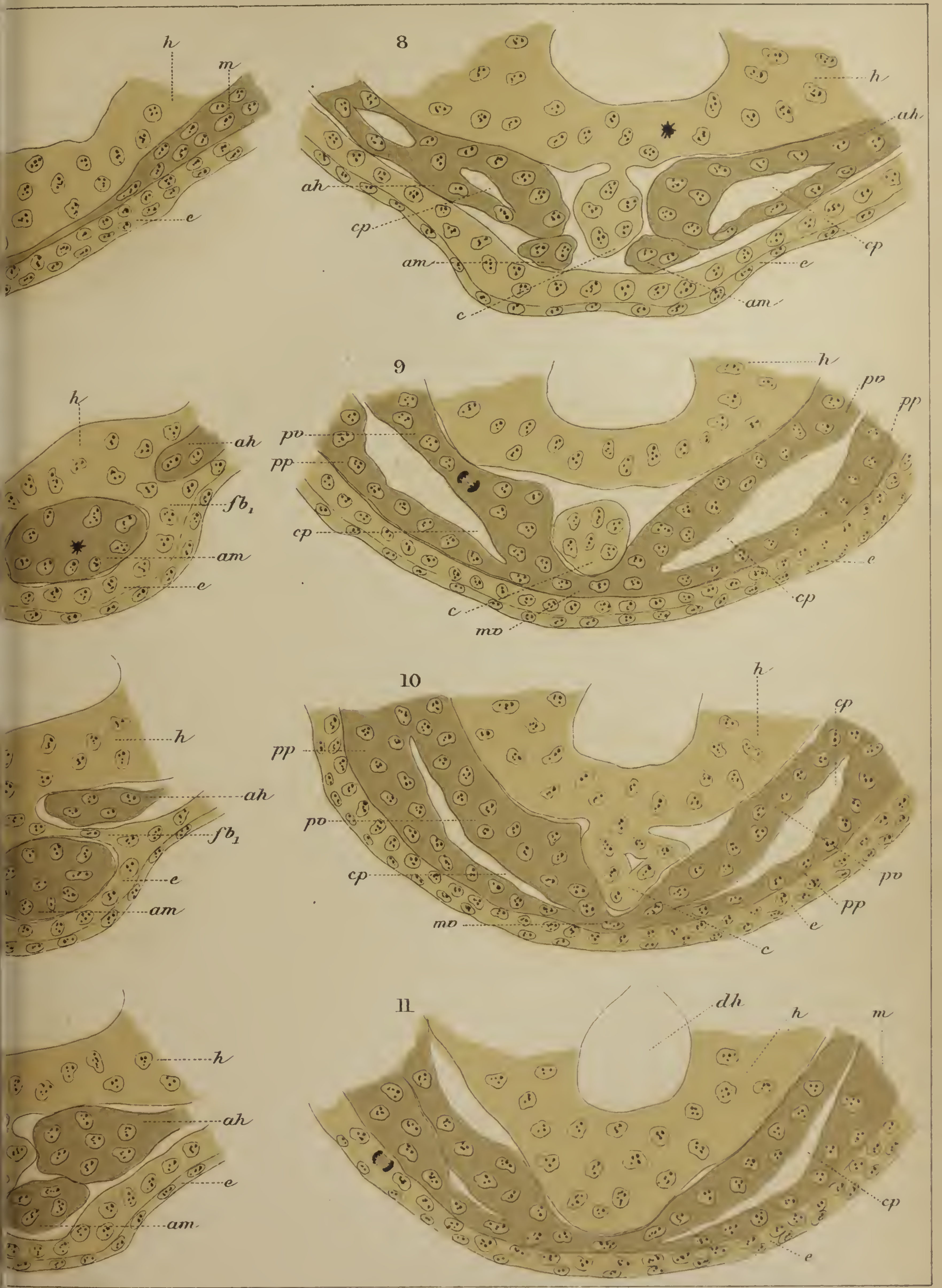


éditeurs. O. Cassas. lith



Brachet del.

MASSON



Editeurs.
Cassas et Borremans lith. Paris.

12

h dh pp cp pp po cp po oo oo

13

h m po cp e pp am c

14

h md cp e c

15

h ab₁ fb₁ e am am b

16

h fb₂ ab₁ ab₁ ah e bc am am

17

ah ab₁ am e

18

ah e c

19

c

20

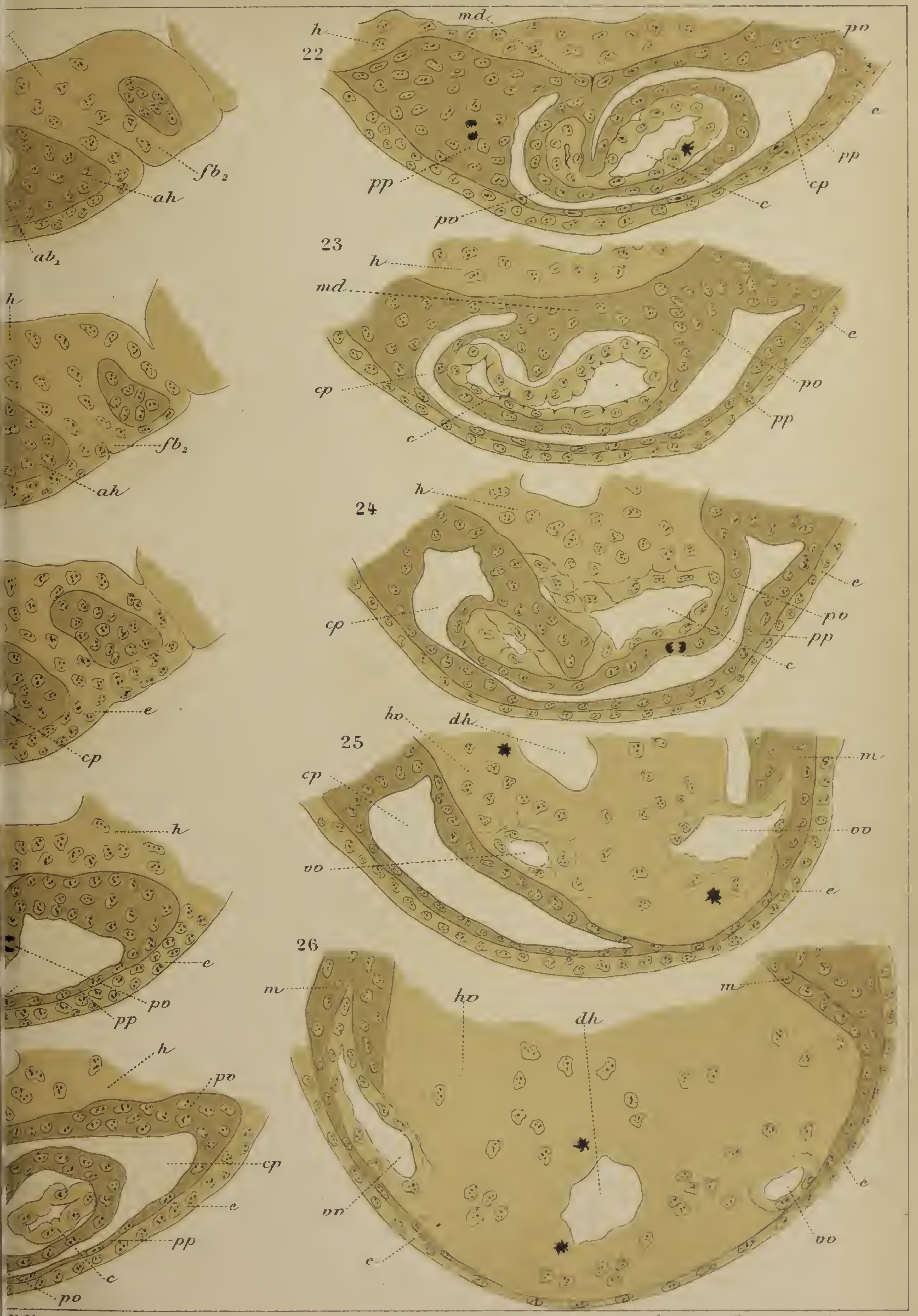
c cp

21

md pp c po

Brachet del.

MASSON

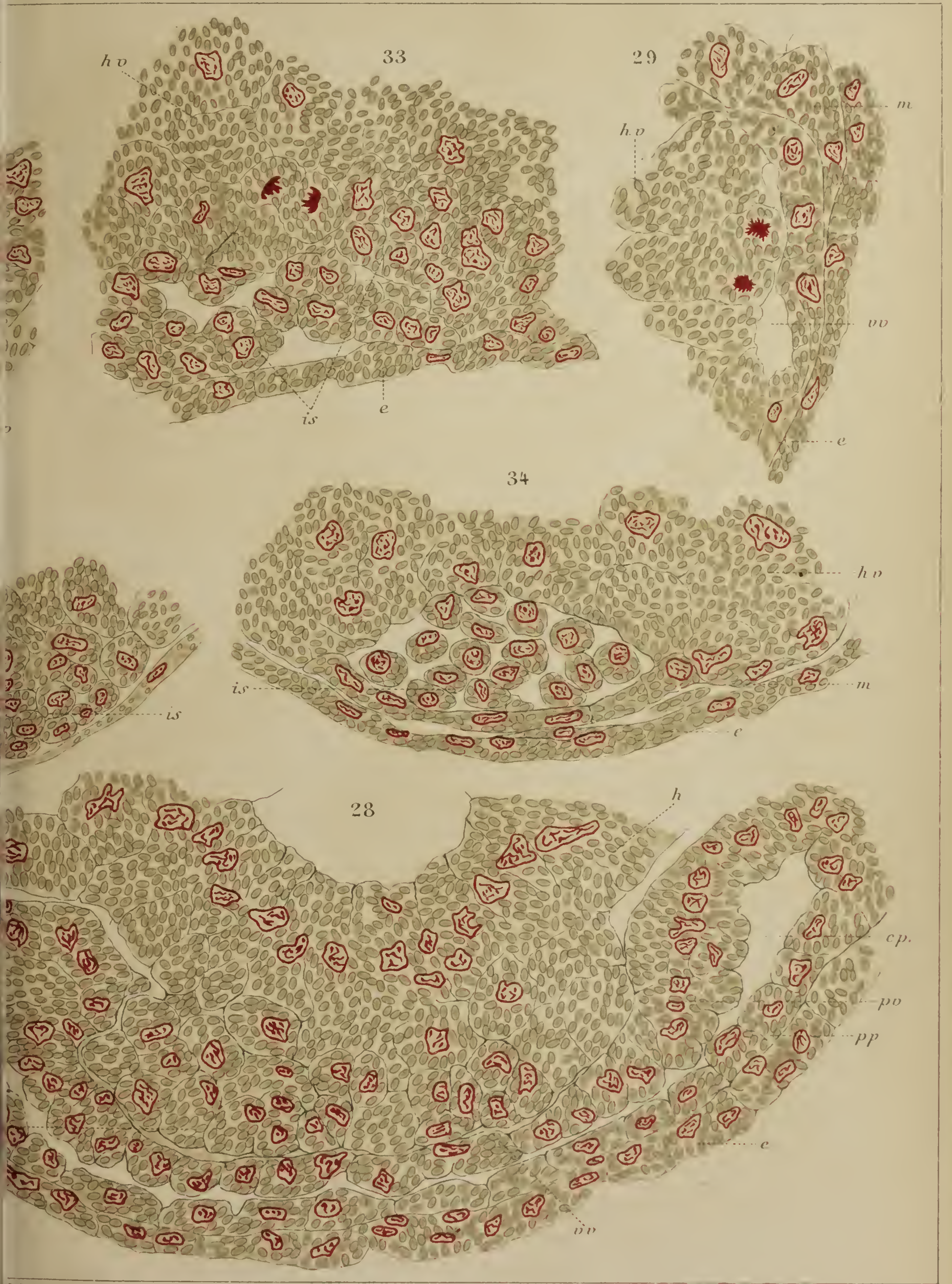


Editeurs.
Cassas et Borremans, lith. Paris.



Brachet del.

MASSON



Éditeurs.
Paris.
Cassas et Borremans, lith Paris.



Auct. del.

Masson

Impr.



iteurs. Cassas, lith.

Paris.

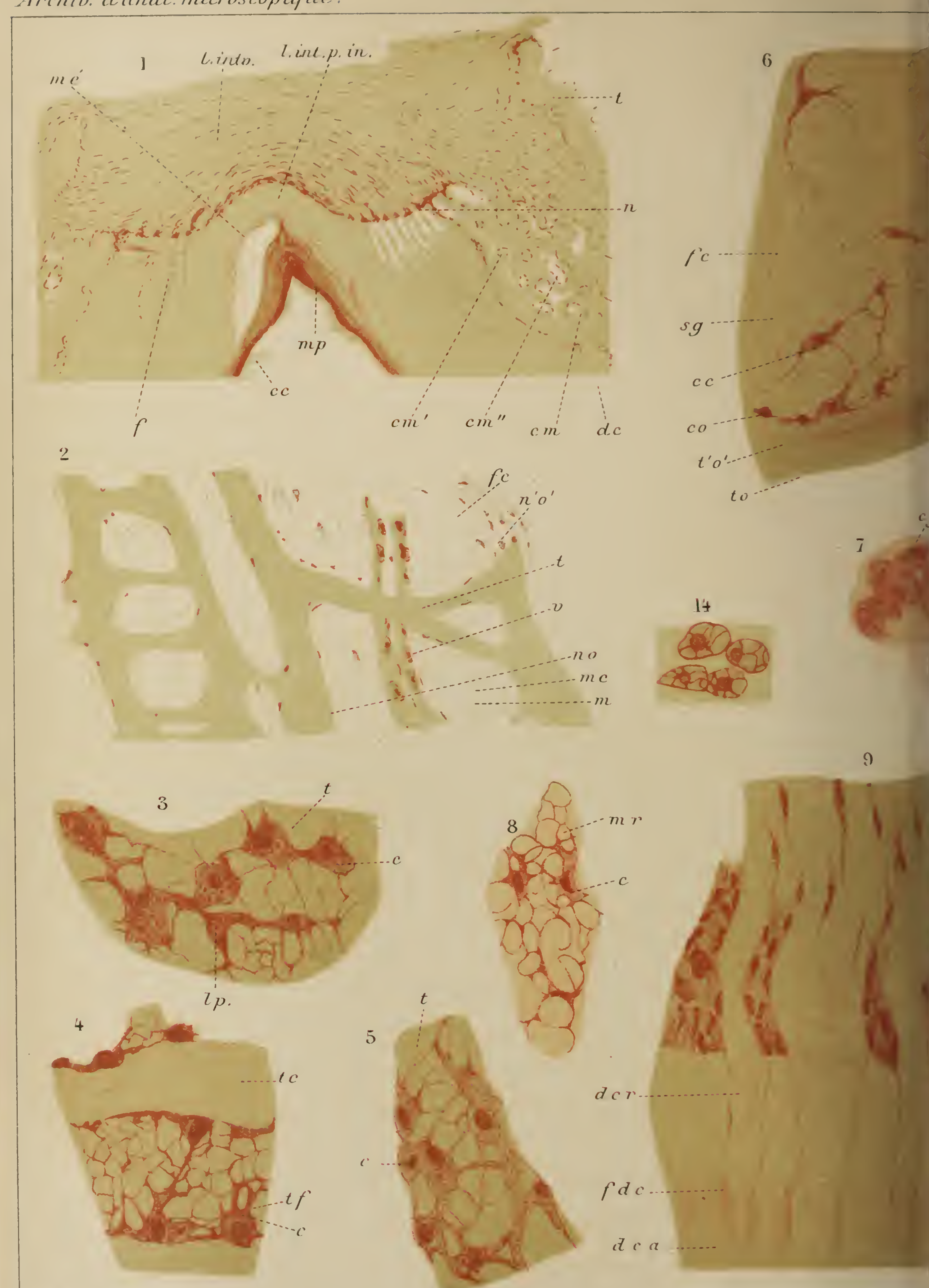
Nov 1898

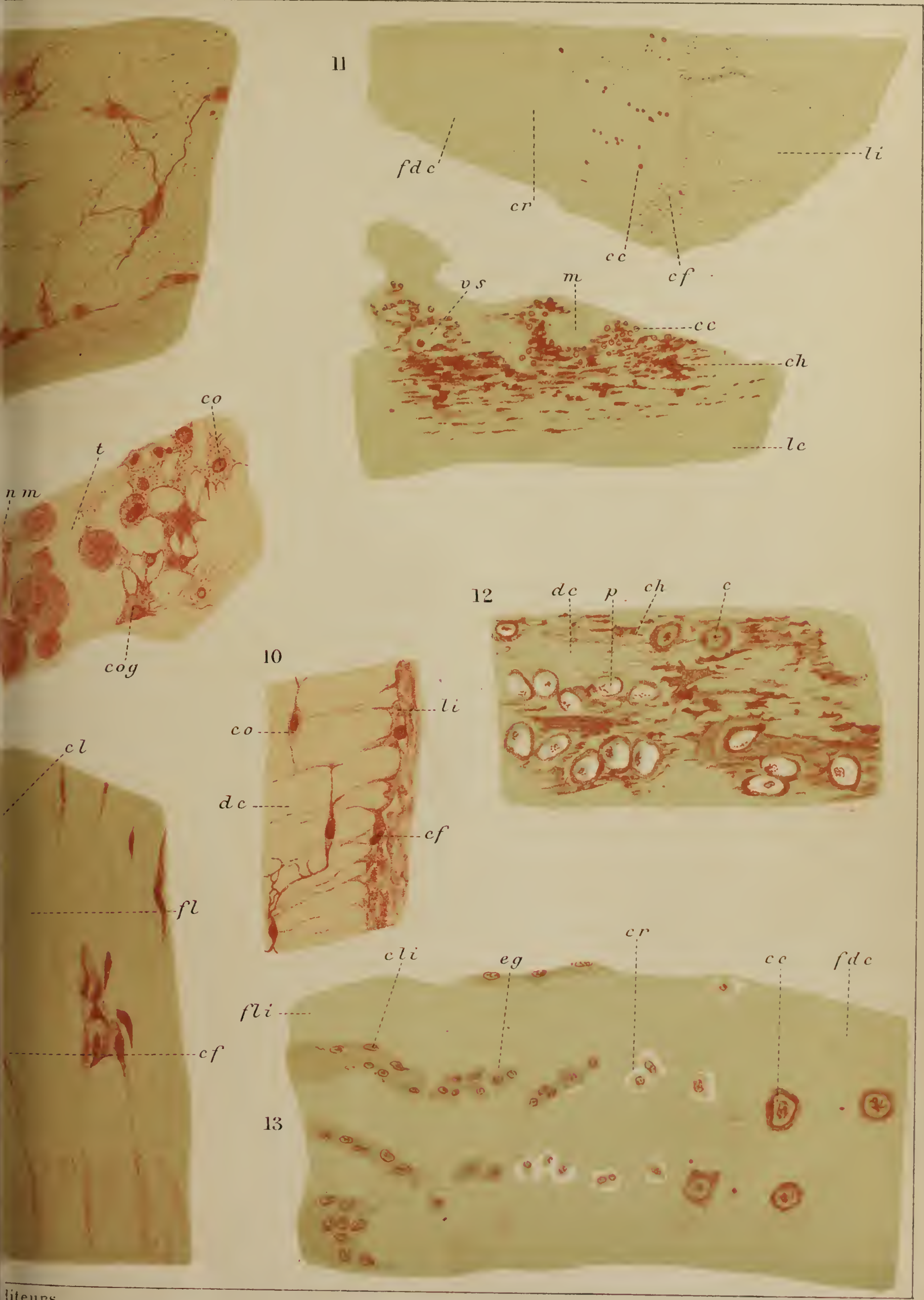


Auct. del. *Masson et Cie, Editeurs.* *Cassas, lith*

Impies Lemercier, Paris.

Nov 1898.


1
l. intn.
l. int. p. in.
mé
t
n
mp
cc
f
cm'
cm''
cm
dc
6
f'c
sg
cc
co
t'o'
to
2
fc
n'o'
t
v
no
mc
m
14
7
c
9
3
t
c
lp.
8
mr
c
4
tc
tf
c
5
t
c
dcr
fdc
dca



liteurs.
vis.
Cassas lith. Paris.

1 bm 1g no. no. 2g 3g 4g 4g

3

7

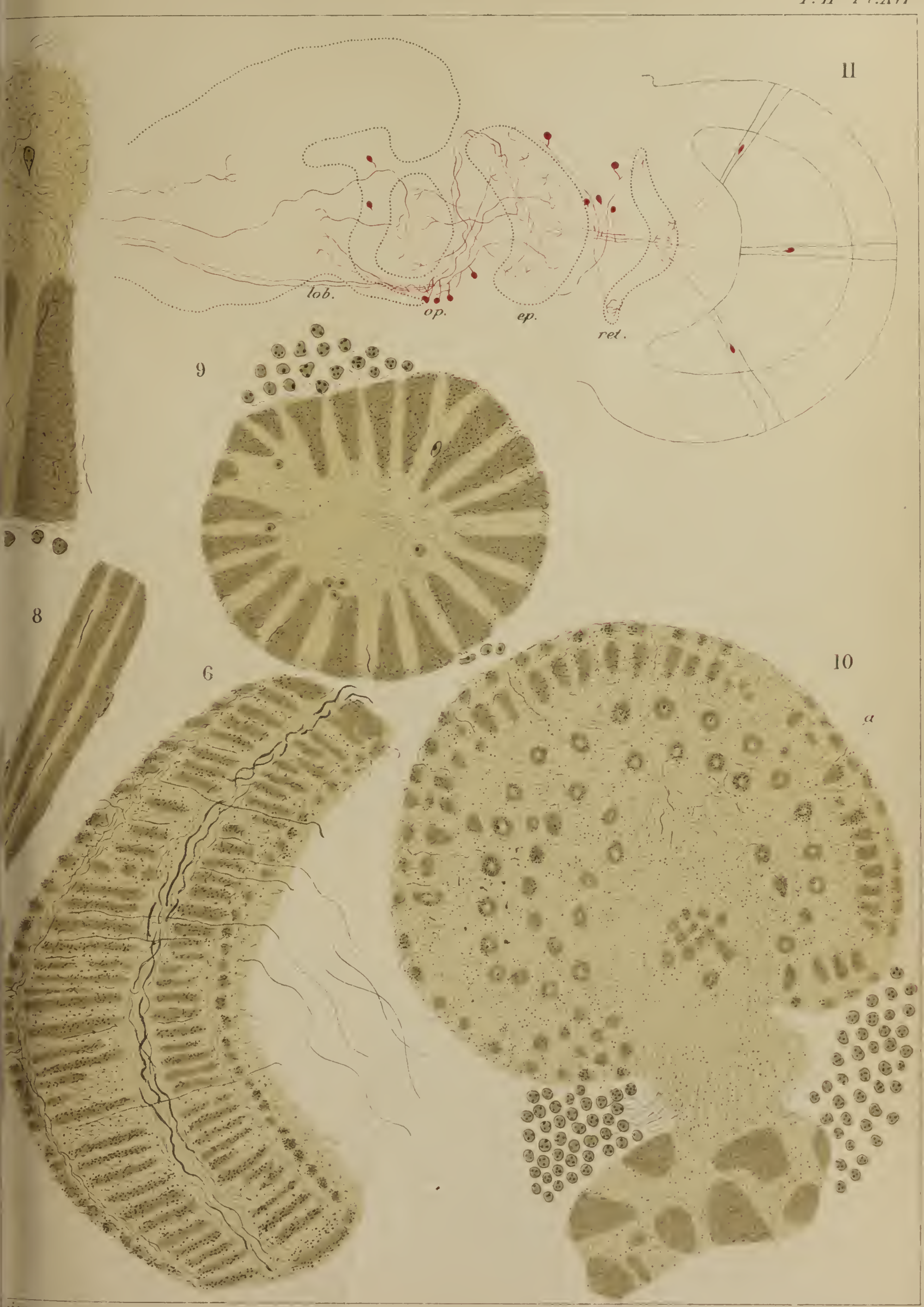
4 c p. p'

2 2d. 1d. 2j. hv. jr. nv.

5 em em

Rádl del.

MAS
Imp



...ie Editeurs
...r, Paris.
O. Cassas lith

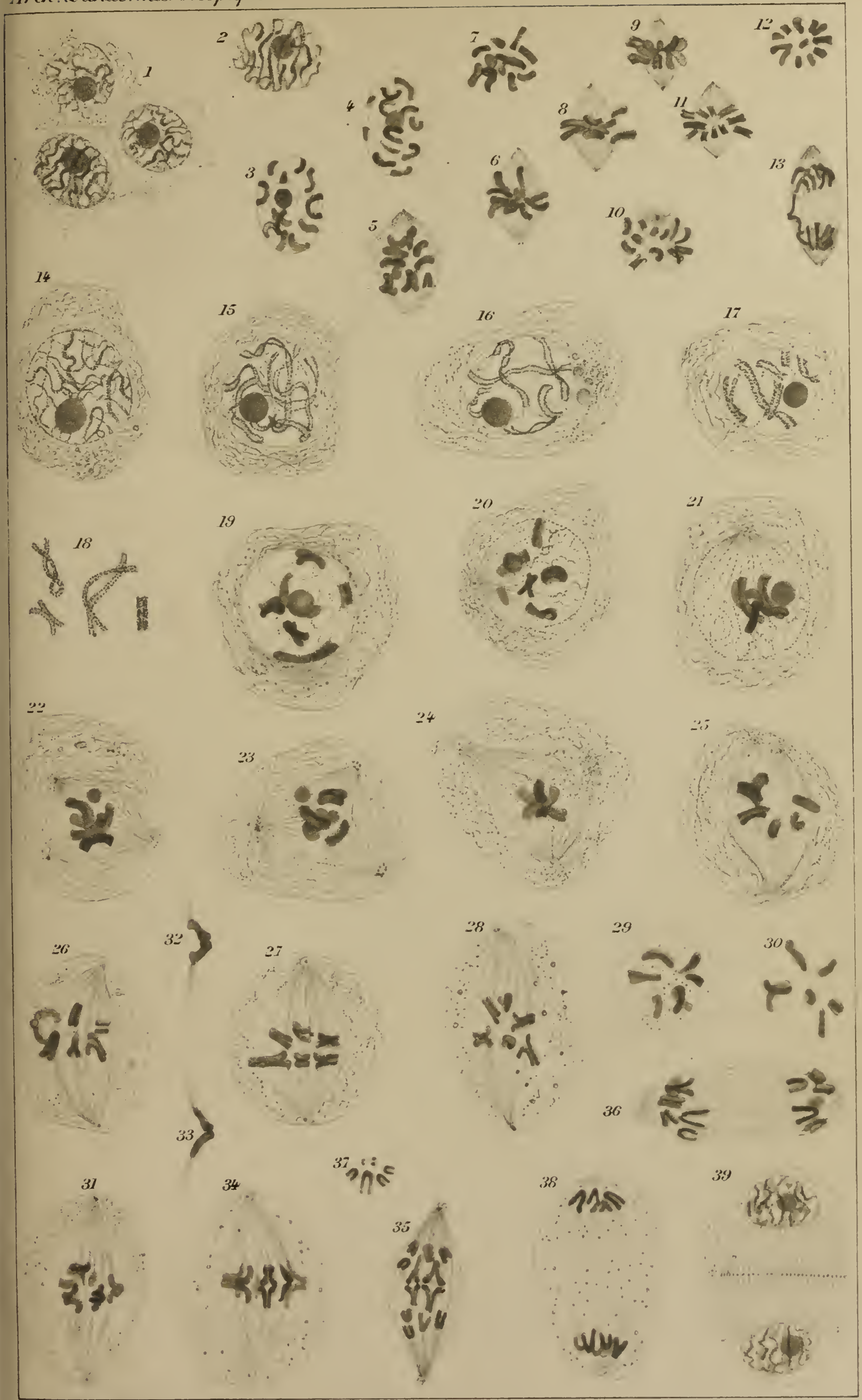


Bouin del. MASSON et Cie Editeurs *O. Cassas lith.*
Imp. Dufrénoy. Paris



Bouin del. MASSON et C[ie] Editeurs. *Cassas lith. Paris.*

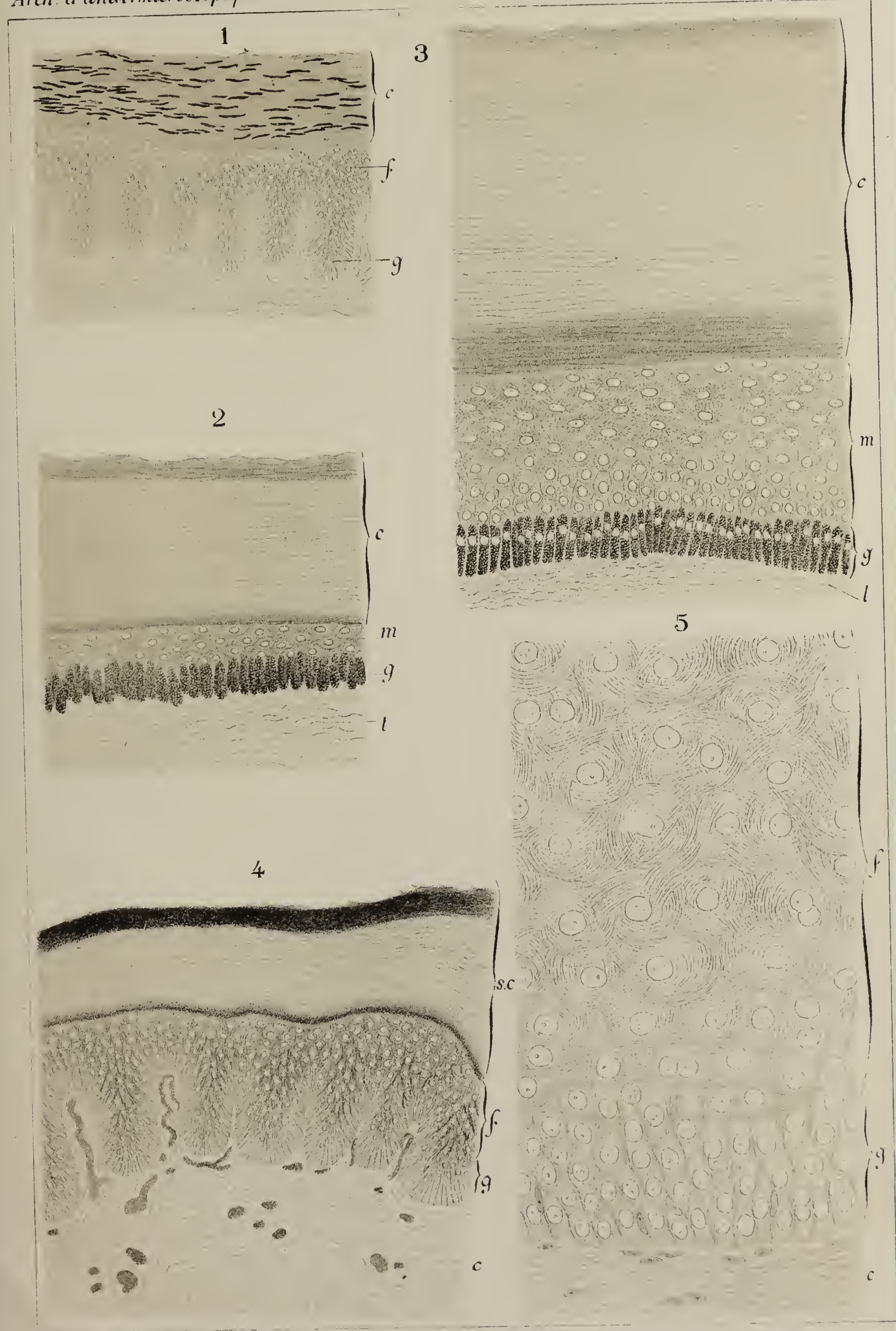
Imp. Dufrénoy, Paris.



L. Guignard del. Masson et Cie éditeurs Imp. Dufrénoy Paris. O. Cassas lith. Paris



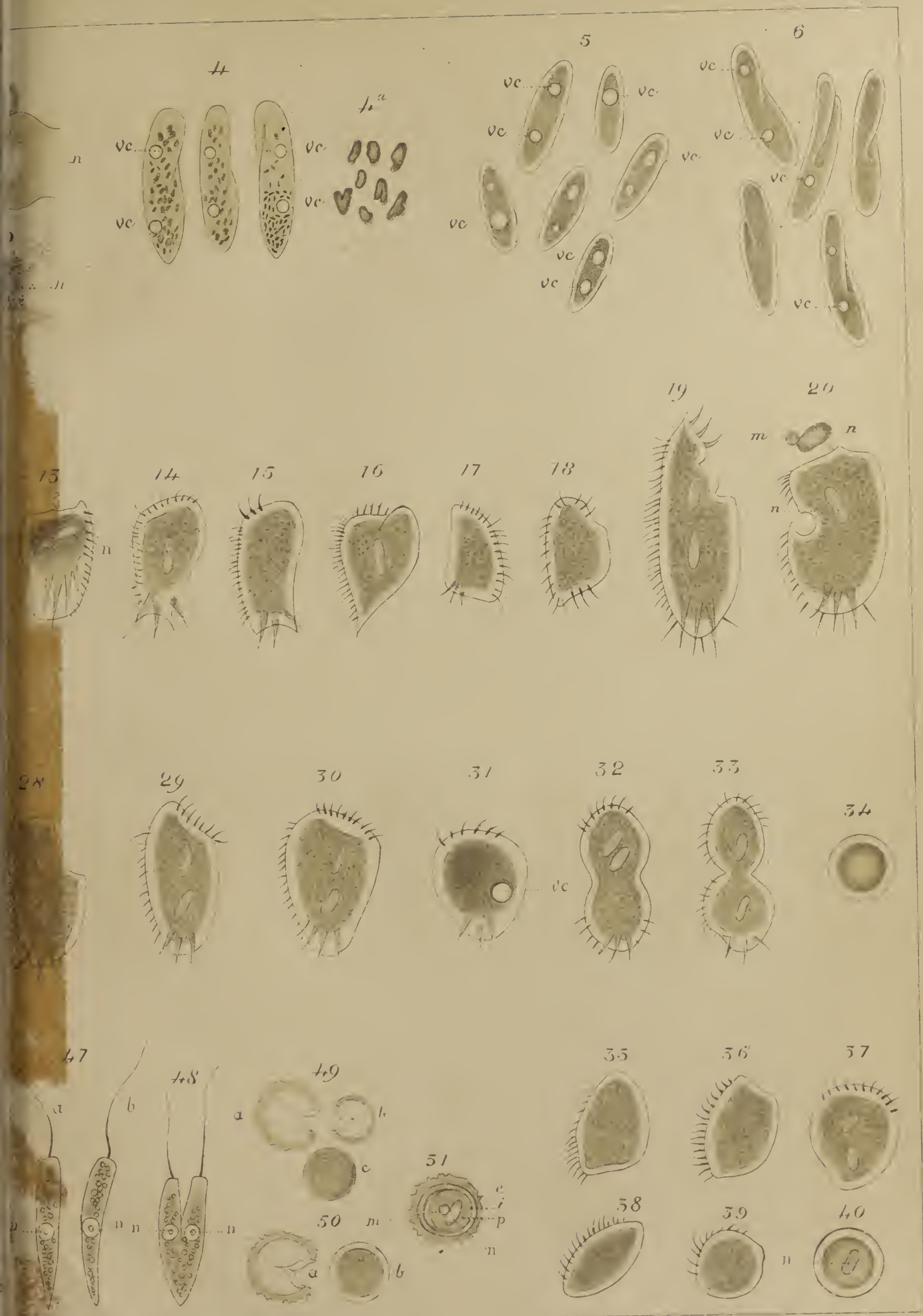
L. Guignard del. Masson et Cie éditeurs Imp. Dufrenoy Paris Cassas lith. Paris



A. Karmanski, ad nat. del et lith. Masson et Cie Editeurs. Impies Lemercier, Paris.



E. G. Balbiani. del.



éditeurs
Paris.
Massias lith. Paris

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 116717254